


*Überreicht vom Verfasser.*

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

# Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes.

Von

**K. Kostanecki.**

Mit 2 Tafeln und 10 Figuren im Text.

**Bonn 1897**

Sonder-Abdruck aus dem Archiv für mikr. Anatomie Bd. 49.

Verlag von Friedrich Cohen.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

# Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes.

Von

**K. Kostanecki.**

Mit 2 Tafeln und 10 Figuren im Text.

Bonn 1897

Sonder-Abdruck aus dem Archiv für mikr. Anatomie Bd. 49.

Verlag von Friedrich Cohen.

(Aus dem anatomischen Institut der Jagellonischen Universität in Krakau.)

# Ueber die Bedeutung der Polstrahlung während der Mitose und ihr Verhältniss zur Theilung des Zellleibes[1].

Von

**K. Kostanecki.**

Hierzu Tafel XXIX und XXX und 10 Figuren im Text.

Die fundamentalen Arbeiten von Flemming, van Beneden, Boveri, Rabl haben uns gelehrt, die ganze während der Mitose auftretende achromatische Figur als den mechanischen Apparat zu betrachten, durch dessen active Bewegungen sowohl die Vertheilung der Tochterelemente der Chromosomen auf die beiden Tochterzellen, als auch die Theilung der Zelle selbst bewerkstelligt wird. Es bewahrheiten sich immer mehr die Worte van Benedens': „Dans notre opinion tous les mouvements internes, qui accompagnent la division cellulaire, ont leur cause immédiate dans la contractilité des fibrilles du protoplasme cellulaire et dans leur arrangement en une sorte de système musculaire radiaire, composé de groupes antagonistes; le corpuscule central joue dans le système le rôle d'un organe d'insertion."

Die Bestrebungen der neueren Arbeiten gehen dahin, die Wirkungsweise der einzelnen Abschnitte der protoplasmatischen Figur in ihrem Verhältniss zu den einzelnen Phasen der Mitose zu analysiren und daraus die Mechanik jeder sichtbaren Bewegung und Formveränderung der Zelle zu erklären. Es ist klar, dass die Wirkungsweise der einzelnen Strahlengruppen dort am fruchtbarsten untersucht und dort am leichtesten wird herausgelesen

1) Vorgetragen in der Sitzung der mathem.-naturwissenschaftl. Klasse der polnischen Akademie der Wissenschaften in Krakau vom 1. Februar 1897.

werden können, wo die Strahlung während der Mitose besonders mächtig auftritt.

In der letzten Zeit habe ich mich gerade mit der Untersuchung von Zellen beschäftigt, in denen die achromatischen Structuren besonders stark und charakteristisch hervortraten, nämlich mit befruchteten Eiern und Furchungszellen von Ascaris megalocephala sowie Physa fontinalis.

Dies veranlasste mich, über die Bedeutung eines Theils der achromatischen Figur Aufschluss zu suchen, der bisher verhältnissmässig weniger Beachtung erfahren hat, nämlich über die Verhältnisse der Polstrahlung in den einzelnen Stadien der Mitose.

Eine genauere Einsicht in die sich an der Polstrahlung dieser beiden Zellarten abspielenden Vorgänge und deren eingehendere Analyse hat, glaube ich, manche Gesichtspunkte ergeben, die wohl eine allgemeinere Giltigkeit beanspruchen dürften.

## A. Specieller Theil.

### 1. Ascaris megalocephala.

Es ist für das Studium der Verhältnisse der Polstrahlung ganz gleichgiltig, ob wir sie an dem befruchteten Ei selbst (der ersten Embryonalzelle) oder an einer der ersten Furchungszellen untersuchen; ich will deswegen im Folgenden Beispiele aus den beiden Zellenarten als Belege wählen[1]).

Bekanntlich liegt in dem befruchteten Ei von Ascaris meg., nachdem der eigentliche Befruchtungsprocess in ihm bereits abgeschlossen ist, die Mitose aber noch nicht begonnen hat, zwischen den beiden blasigen Geschlechtskernen das vom Spermatozoon stammende Centrosoma sammt dem dasselbe umgebenden protoplasmatischen Hof, dessen granulirte Masse sich an gefärbten Präparaten von dem übrigen, von hellen Vacuolen (hyalinen Kugeln) erfüllten Theile des Zellleibes scharf abhebt. (Ascaris-Arbeit Fig. 18, 19). Ganz ähnlich erscheint in jeder Furchungszelle, wenn sie schon im sogen. „Ruhestadium" sich befindet,

1) Im Folgenden werde ich mich sowohl auf die dieser Arbeit beigegebenen Figuren als auch auf diejenigen Zeichnungen berufen, die in der mit Herrn Dr. Siedlecki veröffentlichten Arbeit (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 48), die ich kurz Ascaris-Arbeit nennen will, enthalten sind.

zwischen dem Kern und der Zellperipherie gelegen, das Centrosoma sammt dem gleichen protoplasmatischen Hof.

Die Mitose wird nun durch Zweitheilung des Centrosomas eingeleitet — zwischen den beiden Tochtercentrosomen sieht man eine Verbindungsbrücke, die Anlage der späteren Centralspindel (Ascaris-Arbeit Fig. 1, 2). Der protoplasmatische Hof gewinnt beim Auseinanderrücken der Centrosomen eine langgestreckte Form, die bald in Hantelform übergeht und dann allmählich zur vollständigen Sonderung zweier protoplasmatischen Höfe führt, deren Centrosomen nur durch eine immer deutlicher werdende, aus einzelnen Fibrillen bestehende Centralspindel verbunden sind (Fig. 3 u. 20 der Ascaris-Arbeit und Fig. 1 u. 2 dieser Arbeit).

Um diese Zeit erst sieht man den Protoplasmahof einen deutlichen strahligen Bau aufweisen; die Strahlen, welche zunächst noch von geringer Ausdehnung sind, gewinnen allmählich nach allen Richtungen hin an Umfang. Ein Theil der Strahlen zieht gegen den Kern hin, die zukünftigen Zugfasern; der übrige Theil der Strahlung bildet die sog. Polstrahlung.

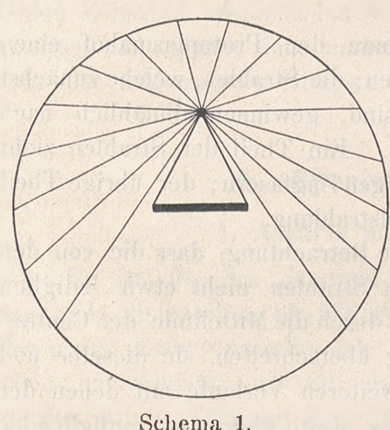
Man sieht nun bei genauerer Betrachtung, dass die von den beiden Centrosomen ausgehenden Strahlen nicht etwa lediglich bis zu derjenigen Ebene, welche durch die Mittellinie der Centralspindel geht, verlaufen, vielmehr überschreiten sie dieselbe und kreuzen sich dann auf ihrem weiteren Verlaufe mit denen der anderen Seite. Je weiter seitwärts, desto kleiner und auffallender wird der Winkel, unter dem diese charakteristische Durchkreuzung stattfindet (Fig. 1 u. 2, sowie 3 u. 20 der Ascaris-Arbeit).

Gleichzeitig mit dem Vorrücken der Prophasen (also der weiteren Entfernung der Centrosomen sowie der mächtigeren Ausbildung der Centralspindel) wird auch die Polstrahlung in allen Theilen mächtiger, und hierbei kann man Schritt für Schritt verfolgen, wie auch die Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlen immer deutlicher und augenfälliger wird (Fig. 3—7). Gegen Ende der Prophasen, wenn die beiden Polkörper bereits annähernd ihre definitive, fürs Muttersternstadium charakteristische Stellung eingenommen haben, ist schliesslich das Verhältniss derart, dass zu beiden Seiten der Centralspindel eine mächtige Durchkreuzung der beiderseitigen Polstrahlensysteme zu gewahren ist, deren einzelne Fibrillen sich deutlich bis an die Grenzschicht des Proto-

plasma verfolgen lassen (Fig. 6—8, sowie 7—9 der Ascaris-Arbeit).

Wenn man nun die gesammte Polstrahlung eines einzigen Pols allein genauer ins Auge fasst, so wird man gewahr, dass dieselbe nicht nur die zugehörige, oberhalb der nunmehr bereits festzustellenden Aequatorialebene gelegene Zellhälfte beherrscht, sondern dass sie mächtig auf die andere Zellhälfte herübergreift, und dass die einzelnen Strahlen daselbst gleichfalls bis an die Zelloberfläche heran reichen.

Diejenigen Polstrahlen, welche der Centralspindel am nächsten gelegen sind, greifen am weitesten auf die andere Zellhälfte hinüber.



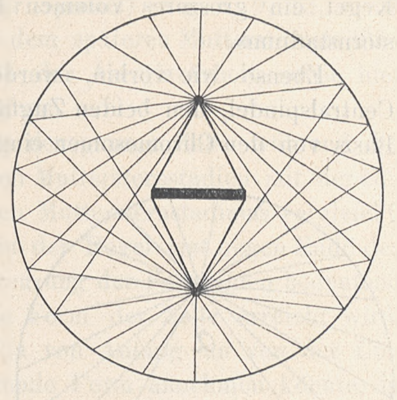
Schema 1.

Die gesammte, um jeden Pol gruppirte Polstrahlung bildet eine förmliche Strahlenkugel, aus der nur der von der Centralspindel und von dem Zugfasernkegel eingenommene Sector ausfällt (Schema 1). Bei diesem Sachverhalt ist es natürlich, dass, wenn man die beiden mächtigen Polstrahlenkugeln ins Auge fasst, man eine Kreuzung in den seitlichen Theilen der Polstrahlung gewahren muss, also: in der ganzen Polstrahlung mit Ausnahme desjenigen Theils, welcher ungefähr den sog. cônes antipodes van Beneden's entspricht (Schema 2, sowie Fig. 6—8, 13, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 8, 9, 25).

Wie oben bereits hervorgehoben, lassen sich bereits in den Prophasen (ebenso weiter im Muttersternstadium) die einzelnen Strahlen bis an die Zelloberfläche verfolgen; da dies für beide Strahlensonnen gilt, so ist es natürlich, dass in dem Gebiet, wo die Durchkreuzung der ungemein zahlreichen Strahlen stattfindet, einzelne Fibrillen der beiderseitigen Strahlungen in bestimmten Punkten der Zellperipherie zusammentreffen (Schema 2, sowie die obigen Figuren).

Die hier erörterten Thatsachen treten an gut gelungenen Präparaten mit beinahe schematischer Klarheit hervor, wenn

man nur dabei bedenkt, dass die Ansammlung von grossen deutoplasmatischen Massen in den peripheren Zelltheilen den Verlauf der Strahlen etwas modificiren muss, und dass an dünnen Schnitten nicht alle Strahlen in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen sein können.



Schema 2.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich nun dem Muttersternstadium sowie den darauffolgenden Stadien bis zur Durchschnürung des Zellleibes gewidmet, um festzustellen, auf welche Weise die Durchkreuzung der Strahlen sich ausgleicht; denn es ist klar, dass eine genaue Scheidung des Gebiets, welches jede der beiden Strahlensonnen beherrscht, eintreten muss, bevor die Durchschnürung des Zellleibes erfolgen kann.

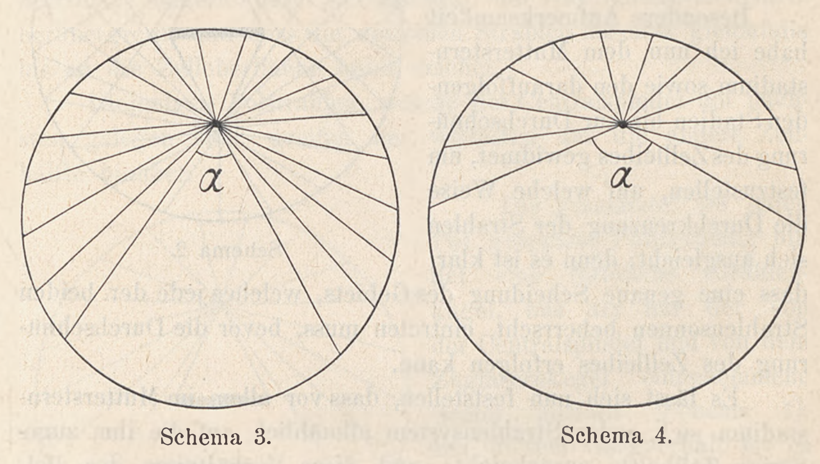
Es lässt sich nun feststellen, dass vor allem im Muttersternstadium sich jedes Strahlensystem allmählich auf die ihm zugehörige Zellhälfte zurückzieht; und diese Verhältnisse der Polstrahlung bedingen sogar eine allmäliche Aenderung in dem Aussehen der ganzen karyokinetischen Spindel, so dass die Phase, welche man als Mutterstern bezeichnet, ein recht verschiedenes Bild darbieten kann, und man genöthigt ist, frühe, späte Muttersternstadien mit allen möglichen Uebergängen zu unterscheiden.

Nach Abschluss der Prophasen und bei Beginn des Muttersterns hat die gesammte Strahlung der Zelle ihre besondere Blüthe erreicht, in diesem Augenblick ist auch die Durchkreuzung der Strahlen am mächtigsten, dann erst sieht man allmählich das Gebiet, in dem diese Kreuzung stattfindet, schmäler werden, derart, dass gegen Ende des Muttersternstadiums die Strahlen sich für gewöhnlich nur in einem verhältnissmässig schmalen Ring im Aequator schneiden (Fig. 9 der Ascaris-Arbeit, hier Fig. 9, 10).

Wenn dem aber so ist, so ist es klar, dass, da in diesem Stadium die Strahlenbündel, die von dem Centrosoma ausgehend in die Aequatorgegend ziehen, immer weniger auf die andere Zellhälfte herübergreifen, dadurch in jeder Zellhälfte nach dem Zellinneren hin ein von Polstrahlen verhältnissmässig freier Kegel

bleibt, dessen Scheitelwinkel nunmehr entsprechend der grösseren Divergenz der Strahlen grösser ist, und demgemäss der ganze Kegel ein grösseres Volumen hat, als im Anfang des Muttersternstadiums.

Ebenso wie vorhin, werden diese beiden Kegel von der Centralspindel, den beiden Zugfaserkegeln und ihre gemeinsame Basis von den Chromosomen eingenommen. Während aber früher



Schema 3. Schema 4.

alle diese Theile auf einen engeren Raum, entsprechend der Anordnung der Polstrahlen gewissermaassen zusammengedrängt waren, und dadurch die Spindel zierlicher und schlanker erschien, die Chromosomen verhältnissmässig mehr nach dem Zellinneren zu gedrängt waren, ändert sich das Bild infolge des grösseren Divergenzwinkels der Polstrahlen (*a* in Schema 3 u. 4).

Die ganze Spindel wird breiter. Vor allem giebt sich dies an der Chromosomenfigur kund, die Chromosomen breiten sich bequem und behaglich in der Aequatorialebene aus, und demgemäss bilden auch die Zugfasern mehr auseinandergespreizte Fächer (vgl. Fig. 9, 24 der Ascaris-Arbeit, sowie hier Fig. 10).

Durch die Ausbildung dieses verhältnissmässig „radienfreien Doppelkegels" sind auch viel günstigere Verhältnisse für die demnächst eintretende Metakinese der Chromosomen geschaffen worden, dieselben werden bequem ihre Bewegung in dem überwiegend von Zellsaft ausgefüllten Raume vollziehen können.

Da diese Umlagerung der Strahlen, durch welche die Kreuzung aufgehoben wird, ganz allmählich erfolgt, so ändert auch die ganze

Spindel dementsprechend erst allmählich ihre Gestalt in der angegebenen Weise, und man sieht deswegen zwischen dem frühen Muttersternstadium (mit schlanker Spindel) (Fig. 8, 9, 13, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 10, 25) und dem späteren Muttersternstadium (mit breiter Spindel) (Fig. 9, 24 der Ascaris-Arbeit, sowie hier Fig. 10) alle möglichen Uebergänge.

Wenn man nun die Gestalt der ganzen Zelle während der Prophasen und während der frühen Muttersternstadien mit der Gestalt derselben während des späten Muttersternstadiums vergleicht, so lässt es sich erkennen, dass in der Regel erst gegen Ende des Muttersternstadiums, wenn die Kreuzung der Polstrahlen bedeutend reducirt ist, eine typische runde Form der Zelle erreicht wird, während vorhin die Zelle, die ja von Anfang an von der Umgebung unbehindert die völlig runde Form annehmen könnte, in der Richtung der Spindelachse etwas gedehnt erscheint, also von den Seiten gewissermaassen etwas abgeplattet ist (Fig. 7. 8, 25 der Ascaris-Arbeit, sowie hier Fig. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 13). Ich glaube, dass diese Gestalt dem Zug der zu beiden Seiten der Centralspindel angebrachten, ihr Gebiet sich streitig machenden Polstrahlen entspricht, die eine Zeitlang eine vollständige Abrundung des Zellkörpers verhindern.

Wir sehen also, dass während des Stadiums des Muttersterns unaufhörlich Bewegungen innerhalb des Mitoms der Zelle stattfinden, die eine möglichst minutiöse und subtile gleichmässige Vertheilung der protoplasmatischen Theile auf die beiden zukünftigen Tochterzellen bezwecken.

Ich betone diese Thatsache, um hervorzuheben, dass ich dem Muttersternstadium nicht diejenige Bedeutung zuschreiben kann, welche einige Autoren ihm beizumessen geneigt sind.

Es ist nämlich von vielen Autoren hervorgehoben worden, dass das Muttersternstadium unter den karyokinetischen Figuren am häufigsten zur Beobachtung kommt, dass es demnach am längsten dauern muss. Dies ist Thatsache; man hat aber daraus den Schluss gezogen, dass mit dem Monasterstadium „ein Ruhestadium eintritt, auf dem das Spiel der Kräfte für einige Zeit als völlig ausgeglichen zu betrachten sei“, „ein Zustand der Stabilität“ „eine relative Ruhelage der Theile“. „Die Aequatorialplatte bezeichnet einen Ruhezustand, ja vielleicht den Ruhezustand par excellence im Leben der Zelle.“

Boveri sagt: „Es wird sich fragen, ob wir dieses Stadium überhaupt noch eine „Phase“ nennen dürfen, nachdem Flemming diesen Begriff neuerdings mit Recht dahin präcisirt hat, dass „das Wesen einer Phase ist, dass sie keine scharfe Grenze hat“. Denn das Stadium der Aequatorialplatte hat scharfe Grenzen. Es beginnt in einem bestimmten Moment und hört in einem ebenso bestimmten auf.“

Was zunächst die vermeintliche Ruhe und Pause in den Bewegungen der Zelle auf diesem Stadium betrifft, so gilt dies — aber auch nicht zu scharf genommen — lediglich von der Chromosomenfigur sammt der Spindel (Zugfasern, Centralspindel). Dagegen finden in der Polstrahlung während dieses Stadiums gerade lebhafte Umlagerungen und Bewegungen statt, welche den Zweck haben, die gleiche Vertheilung sämmtlicher Mitomfäden auf die beiden Zellhälften herbeizuführen.

Gerade dadurch, dass während des Muttersternstadiums die in den Prophasen begonnene Umlagerung der Strahlen sich weiter vollzieht, (was sogar auch auf die Gestalt der Spindel und der chromatischen Figur, sowie auf das Aussehen der ganzen Zelle, wie oben erörtert, von Einfluss ist,) ferner dadurch, dass diese Zurückziehung der Strahlen auf die zugehörige Zellhälfte, da sie individuell verschieden schnell erfolgt, bisweilen noch in die Metaphasen reicht, bisweilen aber schon im Muttersternstadium abgeschlossen sein kann, lässt es sich, wenn wir nicht lediglich die Spindelfigur selbst, sondern die ganze Zelle berücksichtigen, feststellen, dass das Muttersternstadium eine Phase der Mitose darstellt, welche keine scharfen Grenzen hat.

Was aber den Umstand anbetrifft, dass das Muttersternstadium die am längsten dauernde Phase der Mitose ist und daher am häufigsten zu finden ist, so ist dies nicht dem Umstand zuzuschreiben, dass die Zelle auf dem erlangten Gleichgewichtsstadium der Kräfte längere Zeit verweilt, sondern dies erklärt sich, glaube ich, gerade aus dem Umstand, dass hier nur langsam ausführbare Bewegungen des Zellenmitoms vor sich gehen, welche den wichtigen Vorgang der Zellleibstheilung vorzubereiten bestimmt sind.

Es kam mir nun darauf an, zu erfahren, auf welchem Wege die Anfangs so mächtig auf die andere Seite herübergreifenden Strahlen diese Verlagerung gegen den aequatorialen Bezirk er-

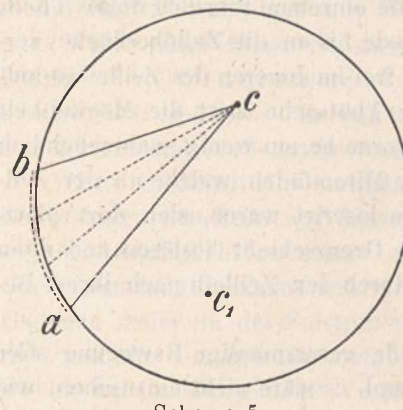
fahren. Deswegen habe ich mit besonderer Aufmerksamkeit die einzelnen Strahlen während all dieser Uebergangsstadien studirt und stets wahrgenommen, dass die einzelnen Fibrillen dieses Theils der Strahlung sich ganz regelmässig bis an die Zelloberfläche verfolgen liessen und niemals etwa frei im Inneren des Zellleibes aufhörten. Die Feststellung dieser Thatsache lässt die Möglichkeit ausschliessen, die übrigens von vorne herein wenig wahrscheinlich erscheint, dass nämlich etwa die Mitomfäden, welche an der Zellperipherie jenseits des Aequators inserirt waren, sich dort plötzlich von der protoplasmatischen Grenzschicht loslösen und dann durch Contraction sich mitten durch den Zellleib nach ihrem Bestimmungsort begeben sollten.

Dadurch wäre nämlich jede gesetzmässige Bewegung aller dieser Strahlen ausgeschlossen, und es wäre nicht einzusehen, wie die Fasern im Aequator angelangt plötzlich innehalten und nicht weiterhin bis zum Maximum, das noch keineswegs erreicht ist, sich contrahiren sollten.

Der Weg vielmehr, den die Strahlen durchmachen, ist zugleich derjenige, welcher als der einzig denkbare mit Hinsicht auf die innere Mechanik erscheint. Wenn man nämlich alle die Uebergangsstadien berücksichtigt und zugleich die oben besprochene Thatsache bedenkt, dass man in allen Stadien die Strahlen stets an der Oberfläche sich inseriren sieht, so ergiebt sich nur die einzige Möglichkeit, dass die Strahlen allmählich ihren Insertionspunkt an der Zelloberfläche verlegen, dass sie also mit ihrem peripheren Ende an der Zelloberfläche entlang gleiten. Jeder einzelne Strahl würde also diejenige Strecke zurücklegen, welche in dem beigefügten Schema 5 gezeichnet ist, in welchem *c* das Centrosoma, *ca* den anfänglichen Verlauf eines solchen Strahls, *cb* seine spätere Lage und die durch die punktirte Linie bezeichnete Strecke *ab* den Weg bezeichnet, den das periphere Strahlenende zurückgelegt hat. Denke man sich jeden einzelnen Punkt dieser Strecke durch Radien mit dem Centrosoma verbunden, so wird man alle die Zwischenstufen der Lage des Strahls während seiner Verschiebung haben.

Ich habe im Vorhergehenden die Verhältnisse so geschildert, wie sie am häufigsten im mikroskopischen Bilde uns entgegentreten. Es verdient aber nachdrücklichst hervorgehoben zu werden, dass individuelle Variationen hier sehr

häufig und in sehr breiten Grenzen vorkommen. Es braucht demnach die Kreuzung der Strahlen sich noch keineswegs zurückgebildet zu haben, sie kann noch in voller Blüthe wahrzunehmen sein, trotzdem aber die Mitose innerhalb der Spindel selbst viel weiter vorgeschritten sein, nämlich es kann bereits (durch Verkürzung der Zugfasernkegel) die Metakinese der Chromosomen in vollem Gange sein (Fig. 11, 12, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 11).




Schema 5.

Diese Variabilität in der Aufeinanderfolge der Processe ändert an dem Wesen des Vorganges nichts — es werden sich in diesem Falle die beiden Processe, die Metakinese der Chromosomen und die Verschiebung der sich kreuzenden Strahlen, neben einander abspielen und werden selbstverständlich in keiner Weise mit einander collidiren.

Mit einem Wort: es werden einmal früher, ein andermal später die Strahlen das Endstadium, zu dem wir oben gelangt sind, erreichen und demnach auch verschieden schnell diejenigen Veränderungen durchzumachen beginnen, zu deren Besprechung wir nunmehr übergehen werden. Es mag nur noch hervorgehoben werden, dass nach der völligen Rückbildung der Strahlendurchkreuzung diejenigen Strahlen, welche in die Aequatorialgegend ziehen, meist zu mächtigeren Bündeln vereinigt erscheinen; im mikroskopischen Bilde sieht man in vielen Fällen von dem Centrosoma zu beiden Seiten mächtigere Strahlenbüschel nach der Aequatorialgegend ziehen (Fig. 11, 13, 15, 16, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 12, 13, 14, 22). Ein Theil der Strahlung, welcher früher mehr gleichmässig vertheilt auf die andere Zellhälfte hinübergriff, hat sich nunmehr auf einen kleineren Bezirk zusammenschieben müssen, wodurch die interfilaren Räume kleiner geworden sind.

Dadurch nun, dass sich diejenigen Strahlen, welche vorhin auf die gegenüberliegende Zellhälfte hinübergriffen, auf den aequtorialen Bezirk zurückgezogen haben, wird es ermöglicht,

dass allmählich sämmtliche Polstrahlen sich so gruppiren, dass sie nur die ihnen zugehörige Zellhälfte einnehmen. Während dessen sieht man aber den Verlauf der Strahlen, welche vom Centrosoma in unmittelbarer Umgebung der Spindel abgehen und in die Aequatorialgegend ziehen, sich allmählich ändern. Die Strahlen gehen nicht mehr an die Zellperipherie im aequatorialen Bezirk, sondern man sieht die der Spindel zunächst gelegenen Strahlen sich in den letzthin von Strahlen mehr freien Raum zwischen der Zellperipherie und der Spindel vorschieben, wo sie bis zur Aequatorialebene ziehen und da plötzlich in einer körnig aussehenden Protoplasmaschicht aufhören.

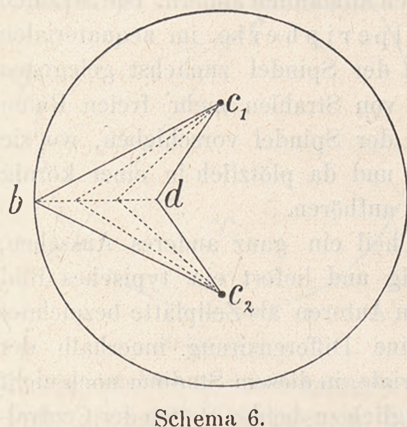
Dadurch gewinnt dieser Theil ein ganz anderes Aussehen, als vorhin, er erscheint körnig und liefert ein typisches Bild dessen, was gewöhnlich von den Autoren als Zellplatte bezeichnet wird[1]), und zwar, da hier eine Differenzirung innerhalb der Centralspindel, eine plaque fusoriale, in diesem Stadium noch nicht zu sehen ist, so hätten wir lediglich zu beiden Seiten der Centralspindel eine typische plaque cytoplasmique, plaque complétive (Carnoy), lame de fractionnement (van Bambeke).

Und wenn man diesen Abschnitt bezüglich seiner Structur näher prüft und mit den anderen Theilen des Zellleibes genauer vergleicht, so wird man sofort gewahr, dass diese körnige Platte, welche gewissermaassen einen neutralen Bezirk darstellt, in dem die Strahlen von beiden Seiten zusammentreffen, dasselbe Strukturbild bietet, wie die Grenzschicht des Zellleibes, in welcher wir vorhin die gesammte Polstrahlung enden sahen. Diese Structur-

---

1) Bei van Beneden und Neyt, Boveri, ferner Herla findet sich eine Beschreibung der Zellplatte am befruchteten Ascaris-Ei. — Bei Boveri lesen wir: „Diejenigen Fädchen, welche die Spindelfasern rings umgeben, dringen grösstentheils bis in die Aequatorialebene, d. h. jene Ebene des Eies, welche durch die Chromatinplatte bestimmt ist, vor und ihre Enden erzeugen hier mit denen der von der anderen Seite herkommenden Fibrillen eine bei seitlicher Ansicht des Eies verschwommene körnige Linie, die als erste Anlage der „Zellplatte“ zu betrachten ist.“ Boveri betont, dass die Bildung einer Zellplatte der ringförmigen Einschnürung der Zelloberfläche stets vorangeht. Die der Bildung der Zellplatte vorangehenden Stadien mit der charakteristischen Durchkreuzung der Strahlen wurden von sämmtlichen Autoren übersehen, was sich leicht daraus erklärt, dass sie die Ascaris-Eier in toto untersucht haben.

ähnlichkeit der beiden Theile scheint mir aber auch in causalem Zusammenhange zu stehen. Wenn ich wiederum die verschiedenen Uebergangsbilder betrachte, so scheint mir die Erklärung des Zustandekommens dieser körnigen Platte und der Endigung der Strahlen in derselben nur auf einem Weg[1]) möglich. Ich glaube, dass jeder Strahl den Weg zurücklegt, wie der Strahl $c_1$ $b$ im Schema 6, der, um in die Lage $c_1$ $d$ zu gelangen, mit seinem Ende $b$ die Strecke $bd$ zurücklegen musste. Dabei ist es wiederum undenkbar, dass jeder Strahl sich bei diesem Process mit seinem peripheren Ende von der Zelloberfläche loslöse und nun als „freier" Strahl in die definitive Lage hinüberrücke, sondern ich glaube, dass die beiderseitigen Strahlen, also der Strahl $c_1$ $b$ und $c_2$ $b$, welche anfänglich in demselben Punkte des Aequatorialringes sich inserirten, sich verkürzend die Lage $c_1$ $d$ — $d$ $c_2$ einnehmen und dabei Theile der Grenzschicht selbst mit sich ziehen werden[2]).



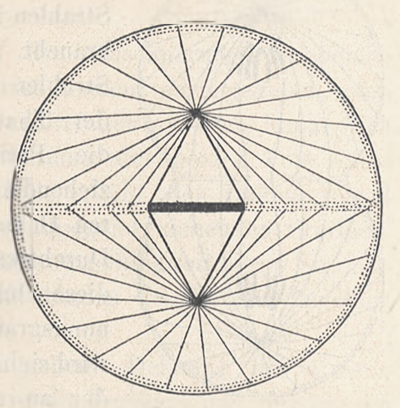
Schema 6.

1) Boveri sagt: „Wie und aus welcher Substanz des Zellkörpers die Platte gebildet wird, darüber konnte ich zu keinem sicheren Resultat gelangen." „Immerhin glaube ich es als wahrscheinlich bezeichnen zu dürfen, dass sich die Platte aus dem protoplasmatischen Fadenwerk differenzirt, um so mehr als dieselbe in ihrer definitiven Form nichts anderes ist als ein Stück Zellmembran, welche Bildung man ja mit Grund als eine verdichtete Rindenschicht des Zellreticulums betrachtet."

2) Für die Feststellung dieser Thatsache dürfte ein besonders günstiges Objekt Zellen abgeben, deren Oberfläche pigmentirt ist, während das Zellinnere frei von Pigment ist. Die daselbst sich abspielenden Vorgänge bestätigen, soweit ich bisher sehe, diese Annahme vollkommen. In der Fig. 2 der Arbeit van Bambeke's (1896) sieht man in der That bei der ersten Furchungstheilung des Eies vom Frosch an dem animalen Pol die Trennungsfurche kaum erst oberflächlich angedeutet; weiter nach dem Zellinneren zu entspricht der „Zellplatte" in dieser Hälfte eine schwarze Pigmentstrasse, die lediglich von dem an der Zelloberfläche angebrachten Pigment abgeleitet werden kann. Ich habe selber ähnliche Bilder gesehen und ich lasse diesen Punkt in meinem Laboratorium weiter untersuchen.

Dadurch, dass rings herum ganze Bündel von Strahlen in derselben Weise kleine Verschiebungen der protoplasmatischen Grenzschicht veranlassen, kommt es allmählich in der ganzen Aequatorialebene (mit Ausnahme des von der Centralspindel eingenommenen Theils) zur Bildung einer, anfänglich noch den beiden Zellen zugehörigen Grenzschicht (Schema 7), die dann bestimmt ist, durch Spaltung die Zelloberfläche der beiden zukünftigen Tochterzellen zu vervollständigen.

Mit diesem Stadium ist durch die oben besprochenen Vorgänge eine bis ins kleinste Detail gehende minutiös gleichmässige Vertheilung sämmtlicher achromatischen Theile (von den chromatischen nicht zu reden) eingetreten; die eigentliche „innere" Zelltheilung ist vollendet, die folgende Durchschnürung der beiden Tochterzellen ist ein Vorgang, welcher nur die beiden Tochterhälften frei macht, dieselben sich trennen und selbständig werden lässt.

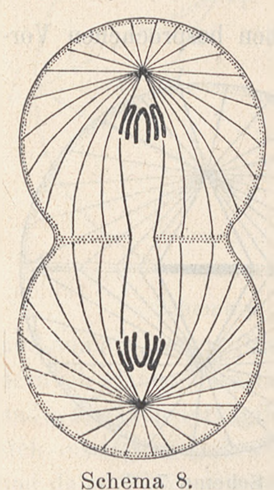


Schema 7.

Die bis dahin sich abspielenden Vorgänge erklären es, warum die Zellplatte stets die Verbindungslinie der beiden Centrosomen senkrecht halbirt und warum auch die Theilungsfurche stets in dieser Ebene einschneiden muss. Diese Thatsachen erklären sich aus der symmetrischen Vertheilung sämmtlicher Mitomfäden, und es braucht zur Erklärung derselben kein besonderer Einfluss der Centrosomen in Anspruch genommen zu werden.

Der Durchschnürungsprocess selbst stellt sich als die natürliche Folge der bereits vorhin eingetretenen „inneren" Theilung dar und wird, glaube ich, sofort eintreten, sobald die Zellplatte, die unter dem Einfluss der beiderseitigen Strahlensysteme steht, sich soweit differenzirt hat, dass ihre Spaltung eintreten kann. Wenn nämlich in der Zelle jetzt um die beiden Centrosomen zwei selbstständige Systeme von organischen Radien gegeben sind, welche nach der gleichen Länge streben, also den von ihnen beherrschten Zellbezirk abzurunden bemüht sind, so wird

zunächst eine Modification desjenigen Zellabschnitts angestrebt, welcher der Abrundung das hauptsächliche Hinderniss in den Weg stellt, es wird also innerhalb des Mitoms die Tendenz vorherrschen, die äquatoriale Abplattung aufzuheben und die äquatoriale Plasmaschicht, welche bereits in ihrem Bau der Grenzschicht der Zelle entspricht, in eine wirkliche Zelloberfläche zu verwandeln. Ich glaube, dass als actives Moment lediglich die Contraction der gegen die granulirte Aequatorialplattenschicht ziehenden Strahlen in Anspruch genommen zu werden braucht. Das Contractionsbestreben dieser Strahlen ist ganz natürlich in Anbetracht der Thatsache, dass gerade die gegen die Peripherie des Aequatorialbezirks ziehenden Strahlen im Zustande der grössten Dehnung sich befinden; lediglich eine Durchtrennung des neutralen Bezirks kann diese Dehnung aufheben, und dem Dehnungsgrade der Strahlung entsprechend wird sich zunächst gerade derjenige Theil, der an die Zelloberfläche angrenzt, zunächst durchtrennen, was eine Einschnürung des Zellleibes nothwendiger Weise zur Folge haben muss (Schema 8). Wenn diese Durchtrennung und die Einschnürung für die ersten peripheren Strahlen erfolgt ist, so werden die folgenden nach dem Zellinneren gelegenen Strahlen die relativ am meisten gedehnten sein und das Fortschreiten desselben Processes nach Innen zu veranlassen, und dies wird sich so oft wiederholen, bis sämmtliche nach dem Aequator hinziehende Strahlen sich definitiv auf die ihnen zugehörige Tochterzelle zurückgezogen haben. Dadurch wird eine Trennung der beiden Tochterzellen bewerkstelligt bis auf eine Verbindungsbrücke, welche durch die in die Länge gezogene und verschmälerte Centralspindel gebildet wird.



Schema 8.

Es ist bezüglich der Einschnürung des Zellleibes für andere Zellen sowohl als auch für Ascaris megalocephala öfters hervorgehoben und mit besonderem Nachdruck betont worden, dass die Einschnürung des Zellleibes nicht gleichmässig schnell im ganzen Umfange der Zelle erfolgt, sondern dass an einer Seite

eine tiefe Furche bereits ins Innere des Zellleibes einschneiden kann, während an der anderen noch keine Spur davon sichtbar zu sein braucht. Ich glaube diesem Umstande keine besondere tiefere Bedeutung zuschreiben zu müssen und glaube ihn mir aus der Thatsache erklären zu können, dass die Vorbedingung für die Einschnürung (die Umlagerung der Strahlen im Aequator, die Aufhebung ihrer Kreuzung, sodann Verschiebung nach dem Zellinneren, Bildung der granulirten Aequatorialplatte etc.) an der einen Seite früher erfolgen kann, als an der anderen; — an dem Wesen des Processes ändert dies nichts[1]).

Für das Zustandekommen der Abschnürung der beiden Tochterzellen ist ein sehr förderndes Moment darin gegeben, dass während der Metakinese, wie aus zahlreichen Arbeiten hinlänglich bekannt ist, auch noch eine Entfernung der beiden Pole selbst eintritt. Diese Entfernung der Pole erhöht den Dehnungsgrad der von ihnen nach der Aequatorialgegend ziehenden Strahlen, erhöht aber dadurch zugleich die Leistungsfähigkeit dieser Strahlen und erleichtert somit bei der eintretenden Contraction derselben die Einschnürung des Zellleibes.

Die für diese Stadien angegebene Dehnung der ganzen Spindel in ihrer Längsachse, sowie die Verlängerung der ganzen Zelle in derselben Achse sind Facta, welche mit den beschriebenen Aenderungen in dem Polstrahlensystem im besten Einklang stehen und durch dieselben sich auch erklären lassen.

---

1) Boveri schreibt über Ascaris: „Das Erscheinen der Einschnürung, deren Antheil an der Zerlegung des Zellkörpers im Vergleich zu dem der Zellplatte sehr zurücktritt, ist nach meinen Präparaten zeitlich sehr variabel. In seltenen Fällen ist dieselbe schon auf dem Stadium der Aequatorialplatte vorhanden, in anderen Eiern dagegen lässt sich noch zu einer Zeit, wo die beiden Tochterplatten bereits beträchtlich von einander entfernt sind, keine Andeutung derselben erkennen. Es scheint die Regel zu sein, dass die Einschnürung zunächst einseitig auftritt; fällt die Spindelachse nicht in einen Durchmesser des Eis, so zeigt sich die Einbuchtung zuerst an jenem Theil der Oberfläche, welcher (in der Aequatorialebene) der Spindelachse am nächsten steht. Die Ebene, welche den Grund der im optischen Schnitt meist ziemlich scharf winklig einspringenden Furche enthält, fällt stets genau mit der Aequatorialebene der Spindel zusammen, der Scheitel des Winkels findet sich also ringsum an jener Stelle, wo die Zellplatte die Oberfläche berührt.“ — Alle diese Facta erklären sich aus den oben beschriebenen Thatsachen.

Die Veränderungen, welche in der vom äquatorialen Theil der Centralspindel eingenommenen Verbindungsbrücke erfolgen, sind bei befruchteten Eiern und Furchungszellen von Ascaris megalocephala weniger typisch, als für manche andere Zellen beschrieben wurde (und wie weiter unten für Physa fontinalis beschrieben werden soll). Immerhin kann man auch hier in dem von der Einschnürungsfurche eingefassten Theil der Centralspindel eine äquatoriale Differenzirung in Gestalt von leichten Verdickungen der Centralspindelfasern (plaque fusoriale) wahrnehmen; — bei der nun noch weiter erfolgenden Einschnürung des Zellleibes, für welche ich die Spannungsverhältnisse innerhalb der Zelle selbst und Nachlassen der Spannung innerhalb der Centralspindel glaube verantwortlich machen zu müssen, wird dieser Theil dicht zusammengedrängt und es kommt dadurch ein Gebilde zu stande, welches dem Zwischenkörper anderer Zellen entspricht, wenn auch der Bau desselben weniger compact und einheitlich erscheint, als in anderen Zellen [1]).

Diese äquatoriale Differenzirung glaube ich als eine Vorbereitung, Erleichterung der äquatorialen Halbirung und Durchtrennung der Centralspindel ansehen zu dürfen. Meist geht wohl diese Verbindungsbrücke (Zwischenkörper) bald verloren, wenigstens sieht man sie in weiteren Stadien nicht. Bisweilen, wenn sie sich etwas länger erhält, sieht man die beiden Tochterzellen sehr schön gegen einander um den Zwischenkörper die Drehung vollziehen, welche ein typisches Bild der M. Heidenhain'schen Telokinese liefert [2]) (Fig. 18 u. 19).

1) Van Beneden, Boveri und Neyet schildern bereits dieses Verhalten der Centralspindelfasern (ihrer Verbindungsfasern) auf Grund ihrer in toto untersuchten Präparate.

2) Van Beneden erklärt die seitliche Verschiebung des Centralspindelrestes daraus, dass die Theilungsfurche an der einen Seite früher einschneidet und dadurch schneller gegen das Zellinnere vordringt, als an der anderen Seite: „les axes des cônes de réunion résultant de la transformation de la bande fibrillaire ne se trouvent pas dans une même direction; ils forment ensemble un angle ouvert du côté où le bourrelet équatorial est le plus étroit, c'est à dire du côté où le sillon apparaît en premier lieu.“ Wie ich in einer früheren Arbeit bereits geschildert habe, erscheint zwischen den beiden ersten Furchungszellen sowohl als auch zwischen den späteren bald nach erfolgter Durchschnürung ein kleiner charakteristischer Hohlraum (lentille équatoriale von van Beneden und Herla, Fig. 1, 3, 11, 13). Auch durch

## 2. Physa fontinalis [1]).

Dieselben Vorgänge, welche ich bei Ascaris verfolgen konnte, suchte ich nun sofort auch bei Physa fontinalis zu prüfen, da ich mir von der Untersuchung dieses Materials, an dem die sämmtliche inneren Zellvorgänge begleitende Strahlung mit so unendlicher Deutlichkeit hervortritt, werthvolle Aufschlüsse versprechen musste. Hierbei waren zunächst die analogen Entwickelungsphasen wie bei Ascaris zu prüfen, also: die Mitose in dem befruchteten Ei, sodann die Mitose in den Furchungszellen. Ausserdem boten aber lehrreiche Ergebnisse auch die Vorgänge bei der Ausstossung der Richtungskörper, sowie auch an der Spermastrahlung, welche bekanntlich während ihrer Wanderung gegen ihren Bestimmungsort (den Eikern) eine sehr frühe Zweitheilung erfährt und bereits sehr schnell eine mächtige Entwicklung zeigt. Die hierbei wahrgenommenen Thatsachen lassen sich dahin zusammenfassen, dass überall da, wo ein monocentrisches Strahlensystem in ein dicentrisches System übergeht, zu beiden Seiten der zwischen den Centrosomen sich ausbildenden Centralspindel stets eine mächtige Durchkreuzung der Strahlen zu sehen ist, und dass diese Durchkreuzung sich dann erst in analoger Weise wie bei Ascaris rückbildet und ausgleicht.

Was die Vorgänge im befruchteten Ei und in den Furchungszellen betrifft, so glaube ich hier vor allem auf die beigefügten Figuren (Fig. 20—36) verweisen zu dürfen, da die genaueren Vorgänge hier in allen wesentlichen Punkten sich an die Verhältnisse bei Ascaris anlehnen.

Die Prophasen der Mitose werden für die erste Embryonalzelle, was die achromatische Figur betrifft, durch die an der Spermastrahlung sich abspielenden Processe dargestellt. Wie in der Physa-Arbeit hervorgehoben, theilt sich die Spermastrahlung

---

diese allmählich anwachsende Höhle wird der Zwischenkörper sammt den daran haftenden Theilen der beiden Centralspindelhälften zur Seite verschoben.

1) Im Folgenden will ich mich sowohl auf die dieser Arbeit beigefügten Zeichnungen berufen, als auch auf die Figuren, welche in der gemeinsam mit A. Wierzejski veröffentlichten Arbeit (Archiv für mikr. Anatomie, Bd. 47) enthalten sind, die ich kurz Physa-Arbeit bezeichnen will.

hier sehr früh und wandert, wenn auch nicht immer, so doch meist, als dicentrisches Strahlensystem gegen den Eikern hin, indem dabei die Strahlung auf Kosten des Protoplasmaleibs der Eizelle an Umfang und Intensität zunimmt.

Sobald nur die beiden Centrosomen auf eine bedeutendere Strecke sich von einander entfernt haben und die Centralspindel zwischen ihnen deutlich geworden ist, gewahrt man in der um die beiden Centra angeordneten Polstrahlung zu beiden Seiten der Centralspindel (auf Durchschnitten, in Wirklichkeit also in ihrem ganzen Umkreis) eine äussert ausgegrägte, sofort in die Augen fallende Durchschneidung und Durchkreuzung der Strahlen, die mit dem Anwachsen der Strahluug sich immer mehr verdeutlicht und an Umfang gewinnt (Fig. 21, 22). Diese Durchkreuzung erhält sich auch nach Annäherung der Geschlechtskerne sehr deutlich bis zu dem Stadium, wo die beiden Centrosomen ihre definitive Lage symmetrisch zu beiden Seiten in der Copulationsebene eingenommen haben. Dann tritt, wie aus der Physa-Arbeit, auf die hier bezüglich des Genauern verwiesen werden mag, bekannt ist, ein Stadium ein, wo die Kerne eine längere Vorbereitungsphase durchmachen, und die Strahlung, deren Thätigkeit während dessen völlig aufhört, ganz undeutlich wird.

Sobald aber die Kerne ihr Vorbereitungsstadium durchgemacht haben, tritt die Strahlung wiederum mit Mächtigkeit hervor, um die weiteren Stadien der Mitose durchzuführen, und sie weist dann ganz dieselben Verhältnisse auf, wie vorhin, also auch, worauf es hier vor allem ankommt, dieselbe mächtige Durckkreuzung der Pohlstrahlen (Fig. 25 u. 26), worauf sie dann die charakteristischen Veränderungen durchmacht. Einige nebensächliche Differenzen in den darauffolgenden Stadien haben ihre Ursache in den specifischen Verhältnissen der Deutoplasmamassen, also in dem besoderen Typus des Eies der Physe, welches gegen Ende des Befruchtungsvorgangs selbst den Typus eines Eies mit ungleichmässig verteiltem Dotter aufweist (vergl. Genaueres in der Physa-Arbeit).

Dadurch gestaltet sich der Verlauf der Strahlen gegen den animalen Pol, also in der vorwiegend protoplasmatischen Zellhälfte viel regelmässiger, typischer, als am vegetativen Pol, wo die in colossaler Menge angesammelten Deutoplasmamassen den Verlauf der Strahlen modificiren. Dadurch ist auch die cha-

rakteristische Kreuzung der Strahlen nach dem animalen Pol zu viel auffallender und charakteristischer, jedoch ist sie auch nach dem vegetativen Pol zu ganz deutlich wahrnehmbar. Es ist auch ganz natürlich, dass späterhin die Verschiebungen der Strahlen an der animalen Zellhälfte viel leichter von statten gehen, als an der vegetativen (Fig. 27, 28, 29)[1]), weshalb dort auch die Kreuzung der Strahlen schon ganz ausgeglichen sein kann, während sie in der vegetativen Zellhälfte noch in weitem Umfange wahrzunehmen ist. Als eine natürliche Folge dieser Thatsache erscheint wiederum der Umstand, dass die Einschnürung der Zelle am animalen Pol viel früher beginnt (Fig. 28, 29) und die völlige Durchschnürung viel schneller erfolgt, als am vegetativen.

Dasselbe Bild der Strahlendurchkreuzung und ihrer allmählichen Umlagerung habe ich auch stets bei den Furchungszellen vom Anbeginn der Mitose durch alle Phasen bis zur Einschnürung des Zellleibes gefunden. Die Verhältnisse sind ebenso typisch wahrnehmbar bei den ersten Furchungszellen von bedeutenden Dimensionen (Fig. 30—33), als auch bei den späteren kleineren Generationen (Fig. 34—36). Bei den ersten paar Generationen der grossen Furchungszellen muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Tochterzellen nach Ablauf der Mitose und auch in entsprechenden Stadien der nachfolgenden Mitose nicht ebenso frei und unbeschränkt, wie bei Ascaris sich abrunden können, da bekanntlich das Ei der Physe von einer Gallerthülle von colossalen Dimensionen (im Verhältnis zur Grösse des Eies) umgeben ist, die dem Ei dicht anliegend die freie Formveränderung seiner Theilprodukte beschränkt (Fig. 31, 32, 33).

Es kann hier also ebenso, wie bei vielen anderen Zellen derart, nach der durch Umlagerung der Strahlen vollzogenen „inneren Theilung" der Zelle für die definitive Sonderung der Theilprodukte nicht dasjenige Moment in Anspruch genommen werden, das wir sonst zur Geltung kommen sehen, nämlich die

---

1) Die Fig. 29 stellt die erste Furchungsspindel im Dyasterstadium dar. Oben sind 2 Richtungskörper zu sehen. In dem zweiten Richtungskörper sieht man ausser der ihm angehörigen bröckligen Chromatinmasse noch einen grossen Chromatinkörper, der mit einer langen, sich intensiv färbenden, in der das Ei umhüllenden Gallerthülle eingeschlossenen Geissel in Verbindung steht. Es ist dies ein Samenkörper, welcher den zweiten Richtungskörper befruchtet hat. Ein Curiosum, welches sicherlich die Degeneration der beiden Gebilde zur Folge hat.

Wirkung der nach der gleichen Länge strebenden organischen Radien der Zelle, vielmehr kommt hier für die Sonderung der beiden Tochterzellen vor allem die Differenzirung innerhalb der Zellplatte in Betracht, die unter dem Einfluss der in ihr endenden beiderseitigen Strahlensysteme eine structurelle Modification, eine förmliche innere Spaltung erfährt und aus den beiden Spalthälften die Grenzschicht der beiden Tochterzellen hervorgehen lässt. Dieser Vorgang erinnert lebhaft, ist geradezu ein förmliches Analogon zur Bildung der Zellplatte bei den Pflanzenzellen, aus welcher durch Umwandlung und Spaltung an der Berührungsfläche der fehlende Theil der Zellmembran der beiden Tochterzellen entsteht.

Bei der Physe gewahrt man sowohl in der Richtungsspindel als auch bei der Mitose im befruchteten Ei und ebenso in den Furchungszellen, in dem äquatorialen Theil der hier ausserordentlich deutlichen Centralspindel schon sehr früh, wenn dieselbe nur durch Metakinese der Chromosonen frei und sichtbar geworden ist, eine äquatoriale Differenzirung in Form von länglicher Anschwellung, Verdickung jeder einzelnen Faser, auf welche bereits in der Physa-Arbeit aufmerksam gemacht worden ist (vergl. daselbst Fig. 7, 17, 8, 9, 10, 24, 26, 27, 28, 33b, 35, 36, 37). Diese äquatoriale Differenzirung (vergl. hier Fig. 27, 28, 29, 35, 36) wird immer deutlicher mit der fortschreitenden äquatorialen Durchtrennung des Zellleibes, und wenn letztere so weit vorgeschritten ist, dass die Centralspindel von der sich, wie man gewöhnlich sagt, einstülpenden Protoplasmaschicht eingeklemmt zu werden scheint, sieht man den äquatorialen Centralspindeltheil sich Farbstoffen gegenüber auch anders verhalten, indem er dieselben sehr intensiv festhält. Es entsteht dadurch ein äusserst charakteristischer Zwischenkörper (Fig. 37, 38, 39—42), der bei etwas intensiverer Färbung ein einheitliches Aussehen darbietet, obwohl stets seine Zusammensetzung aus einzelnen, nur verdickten Fibrillen sich darthun lässt, welch letzterer Umstand auch darin seinen Ausdruck findet, dass selbst bei noch so intensiv gefärbtem Zwischenkörper die an ihm haftenden Ueberreste der Centralspindelhälften sich mitfärbend ihm ein zackiges Aussehen geben (Fig. 39). Der intensiv sich ausbildende Zwischenkörper ist für die Mollusken sehr charakteristisch, er wurde bei den Spermatogonien und Spermatocyten öfters bereits (Platner, Zimmermann, Prenant, Bolles Lee) beschrieben.

Im Einzelnen stimmen die Bilder bei den Spermatocyten mit denen im befruchteten Ei und in den Furchungszellen aufs genaueste überein, wie ich auf Grund eigener Beobachtungen feststellen kann.

Durch diesen Zwischenkörper als Verbindungsbrücke bleiben längere Zeit hindurch die beiden Tochterzellen mit einander verbunden — da aber in den Telophasen die Zellen gegenseitige Verlagerungen erfahren, indem sie sich gegen die Spindelachse sehr bedeutend (bis zu 90°) drehen, so liegt der Zwischenkörper nicht im centralen Theil der äquatorialen Einschnürung, sondern er erscheint zur Seite verschoben (Fig. 37—41). Die beiden Tochterzellen erscheinen wie gegen einander umgeklappt (Fig. 39).

Für die ersten Furchungsstadien von Physa ist es nun, wie überhaupt, scheint es mir, für alle Mollusken, sehr charakteristisch, dass es zwischen den Furchungszellen zur Bildung einer ganz colossalen Zwischenhöhle[1]) kommt, die bis zu völliger Abplattung der Zellen führt, so dass dieselben auf dem Schnitt die Gestalt von schmalen Halbmonden, die einander mit ihren Hörnern genähert sind, annehmen. Die Abplattung gleicht sich erst vor Beginn der nächsten Mitose aus, während die Zwischenhöhle unterdessen verschwindet, wenn auch die Zellen wegen der grossen sie umschliessenden Gallerthülle nicht zur völlig runden Gestalt zurückkehren können, sondern sich einander in ihrer Gestalt anpassen müssen.

Oft habe ich den Zwischenkörper in zwei Theile gespalten gefunden. Ich glaube, dass für diese Trennung keine besonderen Momente in Anspruch genommen zu werden brauchen, sondern vor allem eine innere Differenzirung der Centralspindelfasern selbst. Derartige Bilder stellen die Fig. 40, 41 und 42 dar, aus denen noch zu ersehen ist, dass die Centralspindelfasern kein compactes Bündel darstellen, sondern dass von dem differenzirten äquatorialen Theile der Centralspindelfasern ein förmlicher Kreis, ein Ring gebildet wird. In Fig. 43 war der Schnitt so gefallen, dass die

---

1) Ueber diese Hohlräume bei Mollusken vgl. die neueste Arbeit Joh. Meisenheimer's: Entwickelungsgeschichte von Limax maximus. I. Theil: Furchung und Keimblätterbildung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 62, Heft III, 1896, woselbst auch die physiologische Bedeutung dieser „Flüssigkeitsräume" mit genaueren literarischen Angaben erörtert ist (p. 447).

eine Zwischenkörperhälfte mit einem Ueberrest der Centralspindel von oben her gesehen wird. Derartige Bilder stellen in ausgeprägter Form dasjenige dar, was nach M. Heidenhain als „Zellnabel“ zu bezeichnen wäre.

Man sieht hier von dem körnigen Ringe ganz deutlich sich Centralspindelfasern in die Tiefe des Zellleibes begeben[1]).

Dieser zunächst einfache, dann eventuell doppelte, durch Spaltung entstandene Ring wird bei den Mollusken sicher durch die an einander gereihten länglichen Verdickungen der eingeschnürten Centralspindelfasern selbst gebildet, welche hier natürlich mit der eingestülpten Grenzschicht des Protoplasma in Berührung stehen. Das Innere dieses Ringes wird von Centralspindelfasern ausgefüllt, welche keine besonderen färberischen Eigenschaften aufweisen. Man kann hier niemals, wie es Heidenhain bei Leukocyten gesehen hat, nachweisen, dass nach Theilung des Zwischenkörpers — des Ringes — zwischen den beiden Theilstücken sich ein Strang auszieht, „welcher eine sehr bedeutende Länge erreichen kann“. Für die Entstehung dieser Ringe brauchen in unserem Falle keine „circulär an der Oberfläche verlaufende Mitomfäden, welche eine Art Schnürring bilden“, in Anspruch genommen zu werden.

Bezüglich der durch den Zwischenkörper erzeugten Ringe stimme ich in allen wesentlichen Punkten mit Prenant überein; auch er meint für die Samenzellen von Scolopendra: „le corps intermédiaire peut avoir la forme d'un anneau; il présente un nombre variable de grains.“

Sodann beschrieb auch Henneguy Umänderungen im Bereich der Centralspindelfasern (filaments connectifs), die bis ins kleinste mit unseren Beobachtungen an Physa fontinalis übereinstimmen, bezüglich des Verlaufs, der gesteigerten Färbbarkeit, auch der Zusammensetzung aus „un cercle de petits bâtonnets“,

1) Ein ganz ähnliches Bild, wie unsere Fig. 43 bildet auch Henneguy von den Furchungszellen der Forelle ab. Auch seine Auffassung dieses Gebildes stimmt mit der unsrigen völlig überein: „L'ombilic constitué par le fond du sillon se retrécit toujours d'avantage et finit par couper le faisceau. Au point de section, on voit souvent, sur la membrane de chacune des cellules, un point coloré qui représente la moitié du dernier vestige de la plaque fusoriale. En rapport avec ces points on trouve dans l'intérieur de la cellule quelques petits filaments très-courts, qui finissent par disparaître.“

„ces bâtonnets se continuent avec les filaments connectifs et n'en sont que des renflements".

Unser Objekt, wie wohl überhaupt alle Mitosen der Mollusken, eignet sich also in vorzüglicher Weise, ebenso wie die Objekte von Heidenhain, Prenant, Henneguy, Meves, Moore u. a. zur Feststellung der Lage der Centralspindelüberreste während der Telophasen. Das Verhalten des dem Centrosoma und dem Kern zugekehrten Theils der Centralspindelfasern lässt sich hier indessen nicht genauer verfolgen, vielmehr verlieren sich die Centralspindelfasern in einiger Entfernung von dem Zwischenkörper in das um die Kernblase sich ausbildende gewöhnliche protoplasmatische Netzwerk. Ich möchte aber doch annehmen, dass durch dieses Netzwerk das Verhalten vermittelt wird, welches Moore und Meves für ihre Objekte feststellen konnten. „In Fig. 64 sieht es ausserdem so aus, als ob von den im Zwischenkörperchen zusammengefassten Spindelfasern die peripheren in den von den Centralkörpern ausgehenden Strahlenschirm übergehen und auf diese Weise eine Verbindung zwischen Pol- und Zwischenkörperchen um den Kern herum herstellen". (Meves.)

Auf diese Weise würde also ein Theil der Centralspindelfasern einfach zu Polstrahlen. Dieses Verhalten scheint bei dem von Meves untersuchten Objekt auch noch auf eine andere Weise erreicht zu werden, denn auf einem der Bildung des Zwischenkörpers vorangehenden Stadium „beginnt die Theilung des Zellleibes damit, dass am Aequator zuerst einseitig (Flemming) eine Einschnürungsfurche eintritt. Dadurch werden die peripheren Spindelfasern halbirt; es sind dies augenscheinlich die Fasern, welche in Fig. 62 in jeder Tochterzelle sich in radiärer Richtung von der äquatorialen Seite des Kerns aus bis an die Zellperipherie erstrecken".

Ich habe bereits in der Physa-Arbeit darauf hingewiesen, wie schwer es ist, die Ausstossung der Richtungskörper mit Hilfe der für die normale Mitose giltigen Gesetze zu erklären. Ich habe hervorgehoben, dass wir uns vor der Hand darauf beschränken müssen, die Unterschiede, welche zwischen den Vorgängen bei der Ausstossung der Richtungskörper und denen bei der gewöhnlichen Mitose auftreten, genau festzustellen. Der hauptsächlichste Unterschied, welcher hier obwaltet, betrifft nun

gerade die Polstrahlung und gerade auf diesem Gebiete muss künftighin eine Erklärung der Mechanik der Richtungskörperausstossung versucht werden.

Ich habe in der oben erwähnten Arbeit darauf hingewiesen (vergl. Fig. 1—17 daselbst), dass bei der ersten Richtungsmitose des Eies der Physe die Prophasen sich durch nichts von denen einer gewöhnlichen Mitose unterscheiden, im Stadium des Muttersterns sieht man noch die karyokinetische Figur genau im Centrum des Eis gelegen und die Polstrahlung ganz gleichmässig von beiden Polkörpern aus die beiden Zellhälften beherrschen, wobei auch die Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlensysteme ganz typisch und sogar sehr bedeutend ist. Darauf erst beginnt sich eine bedeutende Ungleichmässigkeit in dem Verbreitungsgebiete der beiden Polstrahlungen auszubilden. Die um den Richtungskörper gruppirten Strahlen werden immer schwächer, kürzer und kleiner, während umgekehrt die Polstrahlung an dem gegen das Zellinnere gerichteten Pol an Mächtigkeit gewinnt. Ich glaubte diese sich ausbildende Ungleichheit darauf zurückführen zu müssen, dass die im Eizellleib verbleibende Protoplasmamasse bestrebt war, sich einer grösseren Dottermasse zu bemächtigen; sobald dies aber einmal gelungen war, so befand sich diese Hälfte der Strahlung in einem ungemein günstigeren Ernährungsverhältniss, zugleich war aber auch der Druck in dieser Eihälfte stärker, so dass dadurch die karyokinetische Spindel nach der entgegengesetzten Richtung gedrängt wurde. Durch diese fortwährende Aneignung der Dottermassen und das Wachstum der Strahlen einerseits, ihre Verminderung anderseits verkümmert schliesslich die Polstrahlung an dem Richtungskörperpol bis auf ganz kümmerliche Ueberreste, und durch den „U e b e r d r u c k“ in der Zelle wird schliesslich dieser Pol dicht an die Peripherie der Eizelle, dann sogar über die Eioberfläche hinaus verdrängt.

Bei diesen Umänderungen innerhalb der beiden Polstrahlensysteme sieht man die Strahlen stets in den beiden Centrosomen verknüpft und bis gegen die Peripherie der Eizelle hinziehen. Wenn nun die Strahlung an einem Pol mächtiger, am andern schwächer und kürzer wird, so ist dies nicht etwa durch eine blosse Contraction der Fibrillen bedingt, denn dann müssten die an dem Richtungspol angebrachten Fäden immer mächtiger und dicker werden, die am inneren Pol inserirenden Fibrillen zu

immer dünneren Fädchen ausgezogen werden; indess lässt sich gerade das Gegentheil davon feststellen. Ebenso ist es ausgeschlossen, dass die Masse, welche die Fibrillen zusammensetzt, etwa in die Centrosomen oder ihre Umgebung einbezogen wird. Vielmehr kann man nur annehmen, dass die Masse, in welche die Substanz der Mitomfäden bei Verkümmerung der Polstrahlen aufgeht, und aus der das Material für die Verlängerung und für das Wachsthum der anderen Polstrahlung geschöpft wird, in der Grenzschicht des Protoplasma gesucht werden muss. Es müssen, glaube ich, während der Richtungskörperausstossung energische Stoffwechselvorgänge und andere Wechselbeziehungen zwischen der Polstrahlung und der Grenzschicht des Protoplasma sowie bedeutende moleculäre Verschiebungen in derselben stattfinden, um die ungleichmässige Zelltheilung zu Stande zu bringen.

Wenn wir von diesen, für die Richtungskörperausstossung specifischen Verhältnissen bezüglich der sich allmählich ausbildenden Ungleichheit der beiden Polstrahlungen abstrahiren, so haben wir hinsichtlich des Verlaufs der Polstrahlen zu beiden Seiten der Centralspindel, der hier wahrnehmbaren Durchkreuzung u. s. w. in schönster Form dieselben, oben für die anderen Zellen näher besprochenen Verhältnisse. Ein Blick auf die Fig. 20—24 (Physa-Arbeit Fig. 1—16) zeigt sofort, dass schon sehr früh eine mächtige Durchkreuzung der beiderseitigen Strahlensysteme zu sehen ist, — diese gleicht sich allmählich entsprechend dem Vorrücken der Richtungsspindel gegen die Oberfläche aus, und man sieht auch hier nach Abschluss der Metakinese, wenn die eine Hälfte der Richtungsspindel bereits über die Eioberfläche hinaus verdrängt ist, und ihr Centrosoma an die Oberfläche des zukünftigen Richtungskörpers selbst gerückt ist, die beiderseitigen Polstrahlungen in der die Centralspindel halbirenden Ebene aufhören und zwar in einer Schicht, welche ihrem Bau nach der Grenzschicht des Protoplasma entspricht. Im Einzelnen spielen sich bei diesen Umlagerungen der Strahlen und bei der nachfolgenden Zelleinschnürung, von der Ungleichheit der beiderseitigen Polstrahlen abgesehen, dieselben Vorgänge, wie bei sonstiger Mitose ab, und es kommt auch zur Bildung eines sehr charakteristischen Zwischenkörpers, der sich lange Zeit hindurch erhält, worüber das Nähere in der Physa-Arbeit nachzusehen ist.

Alle dieselben Vorgänge spielen sich auch bei der Bildung

des II. Richtungskörpes ab, worüber ein Blick auf die Fig. 8—17, Taf. XVIII und XIX der Physa-Arbeit sofort Aufschluss giebt.

---

Nachdem ich die Durchkreuzung und die Umlagerung in der Polstrahlung an den von mir untersuchten Zellen festgestellt habe, kam es mir darauf an, zu erfahren, inwiefern analoge Thatsachen von anderen Autoren auch bei anderen Zellen gefunden worden sind. Die Thatsache der Durchkreuzung der Strahlen in gewissen Stadien ist so auffallend, dass, falls sie bei anderen Zellen auftritt, unmöglich übersehen werden konnte — es war daher zu erwarten, dass in den Arbeiten von Autoren, welche Mitosen von Zellen mit ausgeprägter Strahlung beschreiben, diesbezügliche Angaben nicht fehlen werden.

Ich habe natürlich nur diejenigen Angaben resp. Zeichnungen berücksichtigt, welche Schnittbilder von Zellen in Mitose betreffen, denn Bilder, die nach Präparaten von Zellen in toto gezeichnet sind, könnte der Vorwurf treffen, dass die Durchkreuzung der Strahlen nur vorgetäuscht wird, dadurch, dass zwei getrennte Strahlensysteme von der Seite in schräger Stellung gesehen werden; — bei Schnittpräparaten ist aber diese Täuschung ausgeschlossen.

Angaben im Text sind nun, wie es sich ergeben hat, falls sie überhaupt vorhanden sind, nur sehr spärlich, und wenn bisweilen die Thatsache erwähnt wird, so wird ihre Bedeutung nicht genauer besprochen; eine grössere Ausbeute ergiebt in dieser Beziehung die Prüfung der Abbildungen derjenigen Autoren, deren Zeichnungen sich durch Genauigkeit der Ausführung auszeichnen.

Selbstverständlich kann hier nicht versucht werden, eine vollkommene Zusammenstellung diesbezüglicher Thatsachen aus der Literatur zu geben, da derartige Bilder in der ganzen unendlichen Literatur cytologischen Inhalts zerstreut sind.

Bei Platner finde ich folgendes Verhalten beschrieben: „Lateral von den mitten verlaufenden Strahlen bemerkt man noch in der Aequatorialebene eine auf dem Querschnitt ringförmige Fläche, in welcher sich die von den polaren Strahlen beschriebenen kegelförmigen Räume schneiden.“

Zimmermann erwähnt für die Spermatocyten von Helix

pomatia: „Auf den einander zugekehrten Seiten der Strahlenbüschel scheinen sich die Fäden beider Büschel zu durchkreuzen.“

Mehrfach erwähnt und abgebildet finden sich Kreuzungen der an die Spindel angrenzenden Polstrahlen in den Arbeiten van der Stricht's. Er unterscheidet in der Polstrahlung gewöhnlich (Contribution a l'étude de la sphère attractive, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon Brocchii, Maturation et fécondation de l'oeuf d'amphioxus lanc.):

1. des fibrilles périphériques en continuation avec la masse cytoplasmique filaire voisine; 

2. des fibrilles entre-croisées. Cet entre-croisement est très-manifeste dès l'écartement des sphères attractives et il persiste jusqu'à ce que les sphères attractives soient sur le point d'atteindre les deux pôles opposés du noyau.

Fürs Ei des Amphioxus lanceolatus beschreibt er diese „filaments entre-croisés au niveau de l'équateur“ sowohl für die erste als auch für die zweite Richtungsspindel, ebenso giebt er für die Furchungsspindel an: „Un certain nombre des fibrilles d'une sphère s'entre-croisent avec d'autres du côté opposé au niveau de l'équateur de la figure achromatique.“

Eine Besprechung der Bedeutung dieser Kreuzung finden wir bei van der Stricht nicht, seine Figuren geben von diesem Verhälnisse sehr schöne und genaue Bilder, die völlig in den Einzelheiten den Beobachtungen an unseren Objekten entsprechen.

Bei Drüner, welcher Spermatocyten von Salamandra maculosa und Braus, welcher Furchungszellen von Triton untersucht hat, ist in verschiedenen Stadien der Prophasen eine ganz prachtvolle Durchkreuzung der Strahlen der beiden Tochtersphären zu sehen; die Deutung aber, die diese Verfasser der Thatsache geben, ist eine von der unsrigen ganz und gar verschiedene, indem diese Autoren eine vollkommene Neubildung der Strahlen von den Centrosomen aus annehmen, welche dann erst bei der „Weiterentwicklung und Verlängerung“ sich durchkreuzen.

Eine mächtige Strahlendurchkreuzung sieht man bei Mead im befruchteten und reifenden Ei von Chätopterus pergamentaceus, bei Wilson nnd Mathews im befruchteten Ei der Echinodermen, das gleiche Verhalten zeichnet Meves in den Prophasen bei männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Bolles Lee bei den Samenzellen von Helix pomatia.

Aehnliches stellt Griffin an den Richtungsspindeln, dann während der Zweitheilung der Spermastrahlung an der karyokinetischen Figur der Furchungsspindel, sowie in den Furchungszellen von Thalassema dar[1]).

## B. Folgerungen aus den erörterten Thatsachen.

Ich glaube somit behaupten zu können, dass die Durchkreuzung der Strahlen und ihre allmähliche Umlagerung als feststehende Thatsachen betrachtet werden dürfen. Auch glaube ich, dass die Art und Weise ihrer Verlagerung längs der Grenzschicht des Protoplasmas, so wie ich sie oben erörtert habe, als die einzig mögliche angesehen werden muss. Diese Thatsachen gestatten uns nun, gewisse in Verbindung damit stehende und damit gleichzeitig einhergehende Erscheinungen genauer zu erklären als auch einige weitergehende Schlüsse bezüglich der Mechanik der Mitose zu ziehen, die im folgenden näher erörtert werden sollen:

### I.

Es könnte vielleicht fraglich erscheinen, ob zwei sich durchkreuzende Strahlensysteme derartige regelmässige Bewegungen und Umlagerungen, ohne mit einander zu collidiren, ausführen können, und ob solche Verschiebungen innerhalb der Zellkugel, oder allgemeiner des Zelleibes, möglich sind.

Nun ist, glaube ich, die Frage gerade für die Vorgänge, welche sich bei der Mitose abspielen, längst in bejahendem Sinne beantwortet worden, allerdings für eine andere Strahlengruppe, nämlich für die beiden Zugfaserkegel. Es ist seit der Arbeit Hermann's, dessen Befunde sodann auch an anderen Zellen vielseitige Bestätigung erfahren haben[2]), eine allgemein anerkannte

1) In einer während der Correctur dieser Arbeit mir durch die Freundlichkeit des Verfassers zugegangenen Arbeit (Ueber Spermatogenese bei Säugethieren) bemerkt v. Lenhossék für die Spermatocyten I. Ordnung der Ratte: „Das Cytoplasma zeigt vom Anfang der Spindelbildung an, am ausgesprochensten im Stadium der Aequatorialplatte, eine schöne Polstrahlung mit bis zur Zellmembran reichenden, gestreckten oder sanft gebogenen Fibrillen. In der Aequatorialebene der Zelle besteht eine starke Ueberkreuzung der Fasern, indem einige davon weit über die Mitte der Zelle, fast bis zum entgegengesetzten Zellpol hinübergreifen.“

2) Ich möchte nur, um ein exquisites Beispiel zu nennen, auf van der Stricht's Figuren, die sich auf die achromatische Figur des Eies von Thysanozoon Brocchii beziehen, aufmerksam machen.

Thatsache, dass zu Beginn der Entfernung der beiden Spindelpole, wo die Centralspindel noch keine grösseren Dimensionen erreicht hat, gegen jede Chromatinschleife von den beiden Polkörperchen ganze Bündel von Fasern ziehen, so „dass die beiden Strahlensysteme sich unter den verschiedensten Winkeln durchkreuzen und durchflechten“ (Hermann). Erst allmählich, entsprechend der Wanderung der beiden Spindelpole, wird diese Durchkreuzung aufgehoben und die Zugfasern bilden zwei mit ihren Basen einander zugekehrte Kegel. Ich glaube, dass die Durchkreuzung der Polstrahlen ein völliges Analogon zu dieser Zugfaserndurchkreuzung darstellt.

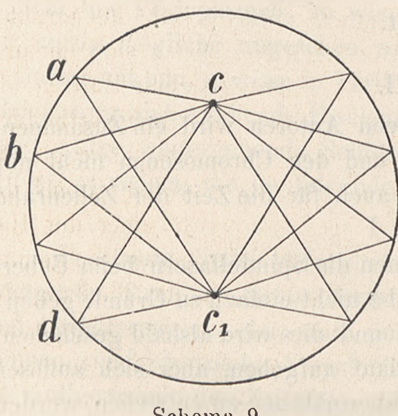
## II.

Von einer ganzen Anzahl von Autoren wird ein Zusammenhang zwischen den Mitomfäden und den Chromosonen nicht nur für die Zeit der Mitose, sondern auch für die Zeit der Zellenruhe angenommen:

„Als geformte Gebilde können die Spindelfasern beim Uebergang des Tochterknäuels zur Ruhe nicht einfach zu Grunde gehen; sie können undeutlich werden — und dies wird alsbald geschehen, wenn sie ihren geradlinigen Verlauf aufgeben, aber sich auflösen und auseinanderfliessen, um dann abermals neu zu entstehen, werden sie wohl gewiss nicht.“ (Rabl.)

Bei der darauffolgenden Mitose nun erscheint jedes Chromosoma ganz in derselben Weise, wie bei der vorhergehenden Mitose mit einem, so jetzt mit den beiden Polkörperchen durch ein Strahlenbündel verbunden, welche, solange die Polkörper nicht ihre definitive Lage eingenommen haben, sich durchkreuzen. Die Zahl der Fibrillen, welche jedes Bündel zusammensetzen, ist für beide Bündel der Tochterzellen die gleiche, wie in dem einfachen Bündel der Mutterzelle. Es muss hier also eine Vermehrung, eine Neubildung von Fibrillen stattgefunden haben. Und ich glaube, dass, wenn die Zugfasern der alten Zelle in der Tochterzelle als solche bestehen bleiben, und wenn bei der Mitose die Spindelmantelfasern nicht erst an die Chromosomen anwachsen, sondern von vorne herein mit denselben in Verbindung stehen, wenn also nur „die lockeren Fadenwerke zwischen Centralkörper und Chromosomen, sich zu soliden Einzelfasern ausprägen“ (Flemming), die beiden Strahlenbündel aus dem einfachen Bündel der

Mutterzelle nur in der Weise entstanden sein können, dass jeder einzelne Strahl sich der Länge nach in zwei ganz gleiche Tochterstrahlen gespalten hat. — Ich glaube mich ganz auf den Boden der Hypothese Rabl's stellen zu müssen, der annimmt, dass die Theilung des Polkörperchens eine Theilung der Spindelfasern nach sich ziehen wird, die wahrscheinlich unter dem Bilde einer Längsspaltung verlaufen wird. Auch O. Schultze nimmt eine „Längsspaltung der Spindelfasern, die in der Theilung der in ihnen gelegenen Mikrosomen begründet ist", an.




Schema 9.

Die thatsächlichen Befunde zwingen uns zu dieser Annahme und nur auf diese Weise können die Bilder, die wir bei der Mitose für die Zugfaserkegel bekommen, erklärt werden.

Ich glaube nun, dass die thatsächlichen Befunde, welche oben für die Polstrahlen näher beschrieben wurden, eine gleiche Entstehungsweise für die beiden um die Tochtercentrosomen gruppirten Polstrahlensysteme nothwendig erscheinen lassen, d. h. dass dieselben aus der Längsspaltung der Pohlstrahlen der Mutterzelle entstanden sein müssen. Omnis radius a radio. Man kann in den Stadien, wo die Strahlendurchkreuzung mächtig entwickelt ist, von einem und demselben Punkte der Zelloberfläche ganz deutlich einen feinen Strahl zu dem einen, wie zu dem anderen Centrosoma verlaufen sehen. Denkt man sich die Entfernung der Centrosomen und die Entwicklung der Centralspindel rückgängig und nähert man die Centrosomen $c$ und $c^1$ des Schema 9, so werden die Strahlen $ca$ und $c^1a$, $cb$ und $c^1b$, $cd$ und $c^1d$ zusammenfallen und das Bild liefern, welches den Ausgangspunkt für die beiden Tochterstrahlensysteme gegeben hat.

Eine Neubildung von Strahlen, von „organischen Radien" der Zelle muss zu irgend einer Zeit stattfinden, denn sonst müsste, wenn bei der Mitose die bereits bestehenden Radien nur quanti-

tativ gleichmässig auf die beiden Tochterhälften des Centrosoma vertheilt würden, nach jeder Mitose eine Reduction der organischen Radien auf die Hälfte stattfinden.

Es läge hier zunächst die Möglichkeit vor, dass diese Neubildung von Strahlen, welche ohne Annahme der Längsspaltung der einzelnen Fibrillen kaum denkbar ist, ans sog. Ruhestadium der Zelle gebunden ist. M. Heidenhain nimmt für Leukocyten während des Ruhestadiums „eine Vermehrung, eine Spaltung der organischen Radien“ an — „eine auf dem Wege der Spaltung erfolgte zahlenmässige Zunahme“ derselben.

Es könnte jede Zelle mit der verdoppelten Zahl der Strahlen in die Mitose eintreten und diese Strahlen könnten sich entsprechend ihrer symmetrischen Lage sofort zu gleichen Hälften auf die beiden Centrosomen vertheilen. Eine derartige Vertheilung wäre zunächst ein Vorgang, welcher keineswegs eine völlig gleiche qualitative und quantitative Zweitheilung des ganzen Mitoms der Zelle, mithin des ganzen Zellleibes überhaupt in einer der Halbirung der chromatischen Theile analogen Weise garantiren könnte.

Sodann würde die Annahme: „dass bei der Theilung der Centrosomen jede Hälfte die Hälfte der organischen Radien auf sich übernimmt“ mit Recht der Vorwurf treffen, den Boveri unter anderem der Theorie der Insertionsmittelpunkte von M. Heidenhain macht. Er meint, es wäre „ein weiterer Einwand der, dass nach seinen Vorstellungen bei der Spaltung des einheitlichen Radiensystems in zwei ein äusserst charakteristischer und in seiner Form genau bestimmbarer, der Spaltungsebene entsprechender Defect auftreten müsste, in Gestalt eines radienfreien Doppelkegels, mit den beiden Centrosomen als Spitzen und einer im zugehörigen Aequator die Zellenoberfläche erreichenden Ebene als gemeinsamer Basis. Auch in den Fällen, wo eine Centralspindel entsteht, müsste dieser Defect aufs Deutlichste sichtbar sein“. Nirgends aber finde sich etwas dem Entsprechendes.

So müsste es in der That sein. Die Bilder aber, welche in den Prophasen der Mitose und während des Muttersternstadiums uns entgegentreten, lassen eine solche Annahme nicht zu und entziehen somit auch dem obigen Vorwurf den Boden.

Die Gründe, welche oben näher auseinandergesetzt wurden, zwingen uns zu der Annahme, dass bei der Mitose die Spalthälften

der Strahlen derart auf die beiden Centrosomen vertheilt werden, dass die eine Tochterhälfte des längsgespaltenen Strahls an dem einen, die andere an dem anderen Centrosoma angeheftet bleibt. Ob dies für sämmtliche Polstrahlen ausnahmslos gilt, möchte ich nicht mit aller Bestimmtheit behaupten, sicherlich aber für die bei Weitem überwiegende Mehrzahl derselben.

Diese Annahme[1]) knüpft an die aus rein theoretischen Gründen postulirte Hypothese von Roux an, der bezüglich der Achromatinfäden meint:

„Da sie feine Fäden bilden, welche nach der Theilung des Mutterpolcentrums in die beiden Tochterpolcentren sofort doppelseitig sich vorfinden, so ist es wahrscheinlich, dass eine Längstheilung der Fäden stattgefunden hat."

„Immerhin stellt ein dünner Faden eine sehr feine Massenzerkleinerung dar, welche durch Längstheilung des Fadens schon zu einer ziemlich vollkommenen „Qualitätensonderung" geeignet erscheinen muss."

Ebenso bestätigt sie eine Hypothese von O. Schultze, wonach „die Zelltheilung auf eine Theilung der Mikrosomen in der Zelle zurückzuführen ist. Als sichtbare Zeichen einer solchen sind zunächst die Theilung des Centrosoma und die daran anschliessende Theilung der Polstrahlung aufzufassen. In der letzteren sind die vorher regelloser gruppirten Mikrosomen des Protoplasmas radiär umgeordnet zum Zwecke gleichmässiger Theilung, die als Längsspaltung und daran anschliessende Verdoppelung der Strahlung in die Erscheinung tritt. Zugleich kommt es zur Längsspaltung der Spindelfasern, die in der Theilung der in ihnen gelegenen Mikrosomen begründet ist. Daran schliesst sich die Halbirung der Mikrosomen in den Chromatinschleifen. Die Tochterzelle erhält genau so viel Mikrosomen wie die Mutterzelle." Die Annahme der Längsspaltung der organischen Radien bei eintreten-

1) Die Feststellung der Thatsachen bietet natürlich grosse Schwierigkeiten dar, die meisten Autoren berühren die Frage, wie das ursprüngliche Strahlensystem auf die beiden Tochtercentrosomen vertheilt wird, überhaupt nicht. Zimmermann sagt für die Spermatocyten von Helix pomatia: „Den feineren Mechanismus bei dieser Theilung habe ich nicht beobachtet, ich kann also auch nicht sagen, ob jeder Strahl sich der Länge nach theilt, und die neu entstandenen Fäden auseinanderrücken, oder ob die ganze ursprüngliche Gruppe sich einfach in zwei Hälften anordnet."

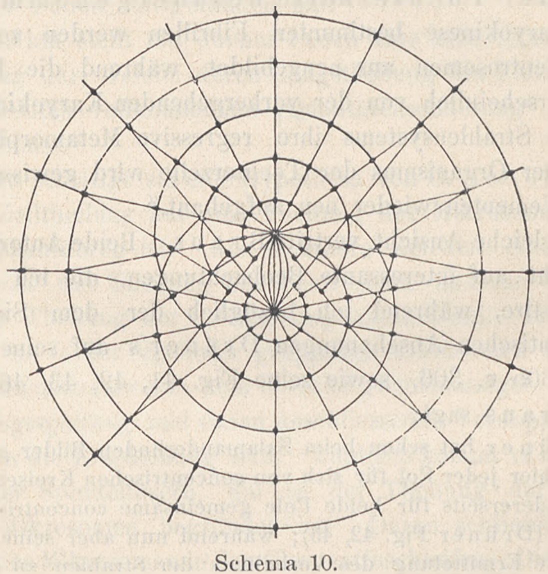
der Mitose ist eine nothwendige und unumgängliche Consequenz der Vorstellung, dass die während der Mitose auftretenden Strahlungen keine vergänglichen Structuren sind, welche nach Ablauf der Mitose völlig zu Grunde gehen, um sich bei der nächsten ganz unabhängig von Grund aus neu zu bilden, sondern dass auch während der Zellenruhe „alle geformten Bestandtheile der Zelle gegen das Polkörperchen centrirt sind“ (Rabl) und die Grundlage für die Tochtergebilde während der nächsten Mitose bilden.

Eine ganze Anzahl von Autoren nimmt einen dem hier vertretenen ganz entgegengesetzten Standpunkt ein. Drüner sagt: „Es wird also nicht eine einzige Faser des Strahlensystems der Mutterzelle unverändert in den Organismus der Tochterzelle herübergenommen. Die für die Karyokinese bestimmten Fibrillen werden vollkommen von den Centrosomen aus neugebildet, während die Reste des alten, wahrscheinlich von der vorhergehenden Karyokinese überkommenen Strahlensystems ihre regressive Metamorphose vollenden. Der Organismus der Tochterzelle wird gewissermaassen aus den Elementen wieder neu aufgebaut.“

Die gleiche Ansicht vertritt Braus. Beide Autoren stützen ihre Ansicht auf interessante Beobachtungen, die ich hier nach Braus citire, während ich bezüglich der dem Sinne nach völlig identischen Anschauungen Drüner's auf seine Originalarbeit p. 305 u. 306, sowie seine Fig. 41, 42, 43, 46, 47 verweise. Braus sagt:

„Drüner hat schon beim Salamanderhoden Bilder gesehen, in denen wie hier jeder Pol für sich von concentrischen Kreisen umgeben ist, und andererseits für beide Pole gemeinsame concentrische Kreise sich finden (Drüner Fig. 42, 45); während nun aber seine Präparate eine weitere Ermittelung des Verhaltens der Strahlen zu den jedem Pol eigenen und den beiden gemeinsamen concentrischen Kreisen nicht gestatteten, lässt sich bei diesen Stadien des Tritoneies soviel aus dem dichten Filz von sich kreuzenden Fasern bei immer wieder erneutem Betrachten unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen erkennen, dass einmal Fibrillen von jedem der Polkörperchen ausgehen, sich mit solchen der anderen Sphäre kreuzen und durch die gemeinsamen concentrischen Ringe hindurch in das Protoplasma hineinstrahlen. Diese weisen die jedem Pol eigenen concentrischen Ringe auf, von denen unsere Figur an dem einen Pol zwei erkennen lässt. Ausser diesen Fasern existiren aber noch eine Menge anderer, welche nicht nach einem der beiden Pole centrirt sind und die sich nur ausserhalb des innersten der gemeinsamen Kreise finden. Es ist also

mehr wie wahrscheinlich, dass diese Fibrillen in dem letztgenannten Kreis ihren Ursprung nehmen und Träger der übrigen gemeinsamen concentrischen Kreise sind, von denen in unserem Fall nur einer zu sehen ist. Diese Figur lässt sich nur so deuten, dass nach der Theilung des Centralkörperchens um jedes Tochtercentrosom eine neue Sphäre sich bildet, von welcher aus in das beide Tochtersphären gemeinsam umhüllende System der Radien und concentrischen Kreise der Muttersphäre hinein zahlreiche Radien einwachsen. Werden diese schon die Radien der mütterlichen Polsonne und ihre Querverbindungen lockern, so kommt es erst zu einer Sprengung und regressiven Metamorphose letzterer, wenn die äussersten Ringe der jungen Sphären sich so weit ausgedehnt, und die Tochtercentrosomen sich so weit von einander entfernt haben, dass es zu einer Berührung der concentrischen Systeme beider Generationen kommt.



Schema 10.

Ich glaube, dass die Thatsachen, welche Drüner und Braus für ihre Ansicht der selbständigen Neubildung der neuen Strahlen und der regressiven Metamorphose der alten verwerten, sich in ganz entgegengesetztem Sinne deuten lassen:

Ich glaube, die Thatsache, dass um die beiden sich entfernenden Tochtercentrosomen zunächst selbständige Mikrosomenstrata, dann gemeinsame Mikrosomenstrata sich befinden, spricht gerade dafür, dass das ursprüngliche Strahlensystem mit seinen Mikrosomen in dem mehr peripheren Theile noch einheitlich,

ungespalten zu sehen ist, dass dagegen im centralen Theile um die sich entfernenden Centrosomen dessen Spaltung bereits eingetreten ist und durch Entfernung der beiden Spalthälften auch zum äusseren Ausdruck kommt. Da die Mitomfäden in Drüner's und Braus' Objekt stark mikrosomal gebaut sind, so muss, wie ein Blick auf das Schema 10 lehrt, mit zwingender Nothwendigkeit das Bild herauskommen, das Drüner und Braus beobachtet haben. Je weiter peripherwärts diese Entfernung der Spalthälften erfolgen wird, desto mehr selbständige, jedem Centrosoma zugehörige, und desto weniger beiden gemeinsame concentrische Mikrosomenstrata werden sichtbar sein, dadurch jedoch, dass weiterhin die Strahlen sich durchschneiden, müssen auch die mikrosomalen Ringe sich durchschneiden, wodurch das Bild der concentrischen Kreise verwischt sein kann (vgl. Drüner l. c. p. 305 u. 306).

Hätte ich in meinen Präparaten die Bilder gehabt, welche Drüner und Braus beschreiben, deren Objecte wegen des ausserordentlich stark mikrosomalen Baus der Fäden offenbar für diesen Punkt günstiger waren, so hätte ich darin eine willkommene Bestätigung der von mir oben vertretenen Ansichten von der Längsspaltung der Polstrahlen erblickt.

## III.

Wenn also in der That bei der Mitose von Anfang an zwei gleichwertige, aus der Spaltung des einheitlichen Strahlensystems der Mutterzelle entstandene Tochterstrahlensysteme auftreten, so wird auf ihr Bestreben, ihr Beherrschungsgebiet abzugrenzen, ein Theil der bei der Mitose wahrnehmbaren Bewegungen zurückgeführt werden können; es wird also die Entfernung der bereits gespaltenen Tochterstrahlen daraus erklärt werden können, die Längsspaltung selbst aber bleibt mechanisch unaufgeklärt. In der gleichen Weise, wie für die Chromosomen nach eingetretener Längsspaltung, für die Centrosomen nach erfolgter Zweitheilung, sich lediglich die Trennung und die Entfernung der Tochterhälften mechanisch durch Wirkung der angespannten Mitomfäden erklären lässt, während der Act der Spaltung selbst unaufgeklärt bleibt. Ist doch der Versuch, die Längsspaltung der Chromosomen durch den Zug der beiden durch die Längsspaltung entstandenen, an ihnen inserirenden

Zugfasernkegel zu erklären, gescheitert, seitdem durch die Arbeit Flemming's gezeigt wurde, dass bereits im früheren Knäuelstadium, wo die Kernmembran noch ganz scharf erhalten ist, die Spaltung der Chromosomen völlig durchgeführt sein kann, so dass also die Zugkraft der Spindelfäden nicht als ursächliches Moment für die Längsspaltung der Chromosomen in Betracht kommen kann. Ebenso wie wir für die Chromosomen die Längsspaltung als „eine selbständige Lebensäusserung, einen Fortpflanzungsact der chromatischen Elemente“ (Boveri) auffassen müssen, so bleibt auch die Zwiespaltung der Mitomfäden ein innerer Lebensvorgang, dessen letzte Ursache mechanisch zu erklären wir vorläufig ausser Stande sind.

Die physiologischen Ursachen, welche die innere Zwiespaltung sämmtlicher geformten Zellbestandtheile hervorbringen, sind uns in ihrem Wesen absolut verschlossen, so dass wir heute noch mit van Beneden sagen müssen: „D'où vient l'impulsion, qui détermine le dédoublement des corpuscules centraux, la formation des cordons pelotonnés et la division longitudinale des anses? Réside-t-elle dans le noyau ou dans le corps cellulaire? Aucune donnée positive ne permet de résoudre cette question.“

## IV.

Es kann demnach lediglich Aufgabe der Forschung sein, die Bewegungen innerhalb der von Anfang an innerlich zwiegespaltenen Zelltheile zu ergründen, ihre Trennung, Entfernung und Vertheilung auf die beiden Tochterhälften der Zelle unserem Verständniss näher zu bringen [1]). Und ich glaube, dass wir aus dem Folgenden ersehen werden, dass mit Hilfe der obigen Annahmen die ganze Mitose für uns vielleicht complicirter bezüglich der structurellen Verhältnisse, aber wesentlich einfacher und einheitlicher bezüglich der sie bedingenden Kräfte erscheinen wird.

---

1) Meine ganze Auffassung der Mechanik der Mitose ist auf die Mitomtheorie des Protoplasmas aufgebaut. Ich kann also in den folgenden Bemerkungen die auf anderen Protoplasmatheorien aufgebauten mechanischen Vorstellungen unmöglich einer eingehenderen Besprechung unterziehen. Deswegen wäre es auch ganz unmöglich, im Einzelnen auf die Discussion einer neueren Arbeit von Rhumbler bezüglich der Mechanik der Mitose einzugehen, da derselbe von einer der unsrigen so verschiedenen Auffassung der Zellstructur ausgeht, dass sich absolut keine Berührungspunkte ergeben können.

Ich habe in den obigen Bemerkungen das causale Moment, welches die Entfernung der Pole selbst bedingt, vorläufig als gegeben angenommen und nur die Umlagerung der Polstrahlung näher erörtert, für welche die Entfernung der Pole eine nothwendige Vorbedingung ist, da durch dieselbe lediglich die neuen, auf die beiden Polkörper centrirten, aus der Zwiespaltung der einheitlichen Strahlung entstandenen Strahlensysteme sich allmählich zu selbstständigen Systemen herausdifferenziren können.

Es ist somit klar, dass die Kraft, welche die Entfernung der beiden Polkörper und der Spalthälften der Strahlen selbst bedingt, unmöglich in der Polstrahlung selbst ihren Sitz haben kann. Ja, der Umstand, dass in den Prophasen die bei Weitem überwiegende Mehrzahl der Polstrahlen sich mit den anderseitigen kreuzend, auf die andere Zellhälfte herübergreift, liesse höchstens nur eine ganz beschränkte Fibrillenzahl in dieser Weise thätig erscheinen. Würde aber bei eintretender Mitose das vorhandene Strahlensystem der Zelle sich einfach zu gleichen Hälften auf die beiden Centrosomen vertheilen, so müsste, namentlich bei Zellen, in denen die Strahlung ihre typische radiäre Anordnung auch im Ruhestadium bewahrt hat (wie z. B. bei Leukocyten), die Entfernung der beiden Pole in den Prophasen sich durch Contraction der beiden Strahlensysteme auf einmal, wie mit einem Ruck vollziehen. Es könnte allerdings in der zwischen den Centrosomen sich entwickelnden Centralspindel eine Einrichtung erblickt werden, welche den Zweck hat, dieses plötzliche Auseinanderziehen der beiden Polkörper zu verhindern, doch in diesem Falle müssten zunächst die Fibrillen der Centralspindel straff gespannt sein und dadurch die ganze Centralspindel nicht die Form einer Spindel, sondern eines compacten Bündels annehmen. Und dann könnte es auch noch fraglich erscheinen, ob die im Anfang minimale Centralspindel diesen Widerstand wirklich leisten und die plötzliche Entfernung der Pole verhindern und hintanhalten könnte.

Ich glaube, dass für die ganzen Prophasen die die Bewegung und Entfernung der Pole von einander bewirkende Kraft in dem Wachsthum der Centralspindel gesucht werden muss, wie es Drüner zunächst in consequenter Weise durchgeführt hat, und dessen Deutung bereits von mehreren Autoren, Flemming, Boveri, Meves und auch Heidenhain angenommen wurde.

Ich muss aber für sämmtliche von mir untersuchten Objekte

gleich Heidenhain, Flemming, Meves und v. a. Autoren Drüner gegenüber mit Bestimmtheit betonen, dass von Anfang an zwischen den sich entfernenden Centrosomen stets eine deutliche Centralspindel zu sehen ist, und dass die Centralspindel nicht erst dadurch entsteht, dass zwei ursprünglich getrennte, je einem Pol angehörige Fasern im Winkel aufeinander treffen und sich mit einander in Bogenform verbinden.

Die junge allmählich anwachsende Centralspindel wirkt also von Anfang an als Triebkraft auf die Entfernung der Centralkörper von einander; für die Bestimmung der Richtung derselben kommen aber die Verhältnisse der Polstrahlung in Betracht. „Jedenfalls ist die specifische Richtung dieser Bewegung aus dem Spannungsgesetz herzuleiten.“ (M. Heidenhain.) Die Spaltungsvorgänge innerhalb des Strahlensystems widersprechen nicht nur dem Spanungsgesetz nicht, sondern werden vielmehr von ihm beherrscht. Der aus der Spaltung resultirende Verlauf der Strahlen bietet sogar, wenn wir namentlich die Lage des Mikrocentrums zum Kern, dessen fundamentale Bedeutung für die Einstellung der Spindelfigur hier nicht erst näher erörtert zu werden braucht, mit in Betracht ziehen, eine Erklärung dafür, warum „die Axe der Theilungsrichtung des Microcentrums im Anfang der Mitose, d. h. die Axe der jungen Spindelfigur, senkrecht über der Axe der ruhenden Zelle stehen muss und warum „die auseinanderweichenden Tochtercentren sich in einer Richtung paratangential zur Oberfläche des Kerns von einander entfernen.“

Dadurch, dass um jedes der Centrosomen von Anfang der Mitose an ein System von Radien angebracht ist, welche nicht nur die zugehörige Tochterzellenhälfte beherrschen, sondern auch auf die andere Zellhälfte herübergreifen und bis an ihre Oberfläche sich verfolgen lassen, ferner dadurch, dass diese Strahlen sich erst allmählich durch die oben beschriebenen Vorgänge auf die zugehörigen Zellhälften zurückziehen, sehen wir eine Einrichtung gegeben, welche den ganzen Process der Mitose langsam und allmählich, aber desto regelmässiger, desto gesetzmässiger sich vollziehen lässt. Wir glauben also, dass für die Prophasen in der gesammten Polstrahlung nicht ein die Bewegung der Pole bewirkender, sondern ihre allzu rasche Entfernung behindernder, zugleich aber ihre Richtung bestimmender Apparat gegeben ist.

Im Anfange der Mitose sind nun, namentlich bei stark ex-

centrischer Lage der Centralspindel, bestimmte Fibrillen eines Polstrahlensystems viel kürzer, andere wiederum viel länger, aber im Sinne des Heidenhain'schen Identitätsprincips streben sie alle nach der gleichen Länge; und da wiederum in Anbetracht ihrer oben angenommenen Genese unter den beiden Polstrahlensystemen eine vollkommene morphologische und physiologische Gleichheit herrscht, so muss bei dem von allen Seiten gleichmässig ausgeübten Zug schliesslich eine centrale Einstellung der Spindel zu Stande kommen [1]).

In ganz derselben Weise erklären Boveri und Rabl die äquatoriale Einstellung der chromatischen Figur: „Die Bewegung der Elemente ist einzig und allein die Folge der Contraction der daran festgehefteten Fibrillen und die schliessliche Anordnung derselben zur „Aequatorialplatte" das Resultat der vermittelst dieser Fädchen ausgeübten gleichartigen Wirkungsweise der beiden Archoplasmakugeln." (Boveri.)

„Da nun die Spalthälften der Spindelfasern gleiche Länge haben, so werden sie, wenn ihre Verkürzung bis zu einem gewissen Grade gediehen ist, und sich gleichzeitig die beiden Pole bis zu einer gewissen Distanz von einander entfernt haben, nothwendig die chromatischen Schleifen, an die sie sich anheften, in gleiche Entfernung von beiden Polen bringen müssen, mit anderen Worten, es wird die chromatische Figur aus dem Stadium des Knäuels in das Stadium des Muttersterns übergeführt werden". (Rabl.)

---

1) Ziegler hat bei der Beobachtung der Mitose an lebenden Furchungszellen von Seeigeln folgende interessante Beobachtung gemacht: „Wenn die Strahlung noch nicht völlig bis zum Rand der Zelle ausgebildet ist, sieht man sehr oft, dass die Spindel in der Zelle ihre Lage ändert; häufig beobachtet man eine hin- und hergehende Bewegung der Spindel, und es sieht aus, wie wenn die Spindel um ihre Gleichgewichtslage oscillire; dabei lässt sich bemerken, dass, wenn z. B. der untere Pol der Spindel nach rechts geht, der von der Strahlung noch nicht betroffene Zellkörper am Rand der Zelle in Strömung nach links begriffen ist und umgekehrt. Diese Beobachtungen stehen der Theorie der Contraction der Polfasern entgegen." Letztere Ansicht kann ich nicht theilen; im Gegentheil, in Anbetracht des steten Wachsthums der Centralspindel und in Anbetracht des Umstandes, dass die beiden Polstrahlensysteme erst allmählich zur gleichmässigen Anordnung gelangen und die Einstellung der Spindel bewirken können, scheint mir ein „Oscilliren" der Spindel ganz natürlich und begreiflich.

Auf die Anordnung der beiderseitigen sich kreuzenden Polstrahlen und die in ihnen herrschenden Spannungsverhältnisse liess sich auch die Gestalt der ganzen Zelle während der Mitose zurückführen und namentlich der Umstand, dass erst gegen Ende des Muttersternstadiums allmählich eine völlig runde Gestalt der Zelle resultirt, während vorhin entsprechend dem Zug der beiderseits auf die andere Zellhälfte herübergreifenden Strahlen eine seitliche Abplattung der Zelle bestand. Wenn sämmtliche auf die beiden Pole vertheilten organischen Radien unter einander ihrem Wesen nach völlig gleichwertig sind, wenn sie im Princip alle gleich sind und infolge der durch Expansion der Centralspindel erfolgten Entfernung der beiden Pole genöthigt sind, sich durch allmähliche Verschiebungen gleichmässig zu vertheilen, so ist die Kugelgestalt der Zelle mit einer zu beiden Seiten des Aequators gleichen Anordnung aller geformten Bestandtheile die einzige Uebergangsform, welche bei dem gegenseitigen Spiel der Kräfte herauskommen kann, falls keine nebensächlichen Momente mitwirken. Es muss auch schliesslich der Zustand herauskommen, wo die beiden Strahlensysteme in einer indifferenten Protoplasmaschicht im Aequator der Zelle zusammenkommen. Dadurch wird es uns verständlich, warum die sog. Zellplatte stets in der Mitte zwischen den beiden Centralkörpern zur Ausbildung kommen muss, und warum bei der Tendenz der „innerlich" zwiegetheilten Strahlensysteme, sich zu völlig gesonderten Einzelheiten zu differenziren, die Theilungsebene stets genau die Verbindungslinie der beiden Centralkörperchen senkrecht halbirt, warum also bei Contraction der beiderseitigen Strahlen die Theilungsfurche stets im Aequator einschneidet. Zur Erklärung dieser Vorgänge braucht nicht ein bestimmter Einfluss des Centrosomas auf das Protoplasma angenommen zu werden, der Vorgang ist an die Anordnung der Strahlen selbst gebunden. Ich glaube, dass es auf diesem Wege versucht werden muss, die Formveränderungen des Zellkörpers bei der Mitose und den Vorgang der Protoplasmateilung unsererem Verständniss näher zu bringen, ich glaube, dass dann diese Vorgänge keine „völlig unklaren" Erscheinungen bleiben werden, „die jeder Erklärung spotten", und ich glaube nicht, dass „bei diesem Vorgang ganz andere Kräfte wirksam sein müssen, von denen wir eben noch gar nichts wissen". Ich glaube, dass dadurch, dass

die beiderseitigen Strahlen Theile der protoplasmatischen Grenzschicht nach der Aequatorialebene befördert haben, welche durch weitere Umbildung wirklich die Grenzschicht der beiden Tochterzellen vervollständigt, uns auch die Vergrösserung und das Wachsthum der Zelloberfläche, welche bei der Trennung der Tochterzellen nothwendig einzutreten hat, ganz natürlich erscheinen dürfte [1]). Die an der Strahlung sich allmählich vollziehenden Umlagerungen erklären es aber auch, warum in der Zelle „die inneren Bewegungserscheinungen (Wanderung der Centren) zuerst auftreten, während die äussere Umgestaltung in träger Weise nachfolgt". M. Heidenhain hat auf Grund von Beobachtungen an Leukocyten, welche aber für die von mir untersuchten Objekte sich nicht übertragen lassen, angenommen, dass „die Durchschnürung des Zellleibes, speciell auch die eigenthümliche Zusammenraffung der Centralspindelfasern durch circulär an der Oberfläche verlaufende Mitomfäden erwirkt wird, welche vielleicht eine Art Schnürring bilden, der sich zusammenzieht". Für die Furchungszellen von Physa fontinalis liess sich aufs Bestimmteste feststellen, dass der charakteristische Ring, wie oben im speciellen Theile näher erörtert wurde, lediglich durch die äquatorialen Anschwellungen der Centralspindelfasern ohne Betheiligung der protoplasmatischen Grenzschicht gebildet wird. Ich glaube, dass, wenn die beiden Pole durch den in der ganzen Polstrahlung herrschenden Tonus und durch die Resistenz der Centralspindel festgestellt sind, und wenn in der Aequatorialebene eine der Grenzschicht des Protoplasma analoge Substanz angebracht ist, die fähig ist, die Zellenoberfläche zu vervollständigen, dass dann das „Spannungsgesetz allein genügt, um den Zellenleib zur Durchtheilung zu bringen" (M. Heidenhain's letzter Aufsatz). Die protoplasmatische Grenzschicht braucht sich nicht erst bei diesem Vorgang „einzustülpen", um die beiden Tochterzellen von einander zu scheiden. Dass sogar die Kräfte, welche die

1) „Allein das Hauptgewicht wäre darauf zu legen, dass die Summe der Oberflächen beider Tochterzellen grösser ist als die Oberfläche der Mutterzelle; mithin muss während der Zelltheilung die Oberfläche wachsen, und die Einschnürung kann überhaupt nur nach Maassgabe der Geschwindigkeit des Wachsthums der Zellenoberfläche erfolgen. Solange dieses nicht eintritt, kann gar kein äusserer Formwechsel statthaben, während natürlich die inneren Bewegungsvorgänge nicht beschränkt sind." (M. Heidenhain.)

Einschnürung und Durchschneidung des Zellleibes bewirken, nicht in der Einstülpung der protoplasmatischen Grenzschicht gesucht werden können, und dass nicht erst durch die sich „einstülpende“ Grenzschicht des Protoplasma der äquatoriale Theil der Centralspindel zusammengedrängt, zusammengerafft wird, hat mich eine gerade vom Standpunkte der Mechanik der Mitose sehr interessante Beobachtung gelehrt, welche Hr. E. Godlewski im hiesigen Laboratorium gelegentlich der Untersuchung der Spermatogenese bei den Mollusken gemacht hat [1]). Bei den Spermatogonien und Spermatocyten kann hier bekanntlich öfters, bisweilen in mehreren aufeinander folgenden Generationen nach erfolgter Kerntheilung die Zelltheilung unterbleiben, so dass es zur Ausbildung mehrfacher mitotischer Figuren in einem gemeinsamen Zellleibe kommt. Hierbei zeigt nun die Centralspindel ein sehr interessantes Verhalten: Wie schon Platner abgebildet hat, und wie die Präparate des Herrn Godlewski aufs Schönste in vielen Uebergangsstadien zeigen, erfolgt trotzdem, dass die Einschnürung und Einstülpung der Zelloberfläche und demnach eine Trennung der beiden Tochterzellen unterbleibt, eine äquatoriale Einschnürung der Centralspindelfasern. Dieselben weisen dann sogar die charakteristischen länglichen Verdickungen an der eingeschnürten Stelle auf, und es kommt zur Bildung eines typischen, bei den Mollusken so ausserordentlich deutlichen Zwischenkörpers, ganz als ob die Einschnürung des Zellleibes erfolgt wäre. Ja, die von diesem „Zwischenkörper“ nach dem Zellinneren ausstrahlenden Ueberreste der Centralspindelfasern erfahren sogar die für die Telophasen charakteristische Verlagerung, so dass die beiden Centralspindelhälften gegen den Zwischenkörper hin eine winklige Knickung zeigen und der Zwischenkörper selbst nach der Peripherie zu verschoben erscheint. Die hier reproducirten Fig. 44 und 45, welche der Arbeit Godlewski's entnommen sind, geben ein lehrreiches Bild des letzteren Stadiums, namentlich Fig. 45, in welcher die charakteristische Biegung und äquatoriale Differenzirung der Centralspindel zu sehen ist; nachträglich erscheint hier von einer Seite her die Trennungsfurche; sie schneidet aber an der convexen Seite der Centralspindel ein, nicht an der concaven, so dass die Verbiegung der Centralspindel nicht

1) Die Arbeit erscheint demnächst im Anzeiger der polnischen Akad. der Wissenschaften in Krakau. Sitzung vom 1. Februar 1897.

mit der Einstülpung der Zelloberfläche in causale Verbindung gebracht werden kann.

Diese Vorgänge weisen ganz unzweideutig darauf hin, dass es hier lediglich darauf ankommt, dass sich im Aequator eine die beiden Tochterstrahlensysteme sondernde Protoplasmaschicht bilde, die die „innere Zelltheilung“ zum Abschluss bringt, dass es dagegen völlig gleichgiltig ist, ob diese differente Protoplasmaschicht (Zellplatte) durch weitere Differenzirung zur Bildung einer wirklichen protoplasmatischen Grenzschicht und durch Spaltung zur Vervollständigung der beiden Zelloberflächen verwendet wird oder nicht. Diese Auffassung bestätigen auch die weiteren multiplen bipolaren Mitosen, welche sich sodann in Zellen abspielen, bei denen nach der vorherigen Mitose die Zellleibstheilung ausgeblieben ist. Die Einstellung der Spindeln und die Verhältnisse der Polstrahlungen stellen sich für gewöhnlich so dar, als ob eine völlige Zellscheidewand bestände; die beiderseitigen Strahlungen enden in der vorhin die Zellplatte bildenden Protoplasmaschicht, ohne mit einander zu collidiren. Näheres darüber in der Arbeit Godlewski's.

Dass aber die von den beiderseitigen Polstrahlen nach der Aequatorialebene beförderte Protoplasmaschicht zur Erzielung der charakteristischen Einschnürung der Centralspindel ausreicht, ist, glaube ich, weniger die Folge von besonderen in dieser Protoplasmaschicht oder in den in ihr endigenden Polstrahlen enthaltenen Kräfte, als vielmehr die Folge der äquatorialen Differenzirung der Centralspindelfasern, welche diese Stelle weniger widerstandsfähig, sie zu einem punctum minoris resistentiae macht[1]), das der von allen Seiten nach der Aequatorialebene

---

1) Dass in der That die aequatoriale Differenzirung der Centralspindelfasern dieselben weniger widerstandsfähig macht, dafür spricht auch folgender bei der Physe leicht festzustellender Umstand. Wenn nach erfolgter Metakinese der Chromosomen in dem zwischen den auseinandergerückten Chromosomenfiguren sichtbaren Theile der Centralspindel die charakteristische aequatoriale Differenzirung auftritt (Fig. 27, 28, 29, 35, 36), so ändert sich die anfängliche Spindelform der Centralspindel (Fig. 33), und dieselbe nimmt vielmehr die Gestalt von zwei mit ihren Basen gegeneinander gekehrten Kegeln an, was ich dem auf die beiden Pole gleichmässig wirkenden Drucke zuschreiben zu dürfen glaube. Auf diesem Stadium ist, bei der Physe wenigstens, das Wachsthum der Centralspindel, welches den Zweck

hinbeförderten Protoplasmamasse nachgibt, zumal da die Centralspindel nach der Wanderung der chromatischen Tochterfiguren nach den beiden Polen zu, nunmehr in ihrem centralen Theile frei, nackt zu Tage liegt. Dass die erfolgte Zwiespaltung der chromatischen Aequatorialplatte und ihre Metakinese eine Aenderung der Verlaufsverhältnisse der der Spindel zunächst gelegenen Polstrahlen haben muss, ist, glaube ich, selbstverständlich. Durch die den Polen genäherten chromatischen Figuren müssen die Strahlen in der Nähe des Pols mehr auseinandergespreizt werden, während sie noch in der Aequatorialebene gegen das Zellinnere zu einen freien Raum vorfinden und infolge des in der ganzen Zelle herrschenden Drucks dorthin ausweichen. Dadurch muss sich für diese, der Spindel zunächst gelegenen Polstrahlen ein bogenförmiger Verlauf ergeben, wie ich ihn gerade bei Ascaris thatsächlich öfters beobachtet habe (Fig. 11, 13, 15, 16, sowie Ascaris-Arbeit Fig. 12, 13, 14, 34, 35 vergleiche auch das Schema 8). Der dort gezeichnete Verlauf der Strahlen ist der bei dem gegenseitigen Verhältniss der Theile einzig mögliche. Für Ascaris hat diese Thatsache auch v. Erlanger hervorgehoben: „Endlich sei noch erwähnt, dass beim Anfang der Theilung der Aequatorialplatte und dem Auseinanderweichen der Tochterplatten die sogenannten Polstrahlen in deutlichster Weise eine bogenförmige Krümmung mit nach der Oberfläche gerichteten Convexität zeigen." Wenn Erlanger hiezu bemerkt: „Diese Erscheinung spricht unzweideutig gegen die Annahme einer Insertion der sogenannten Fasern oder besser Wabenzüge und schliesst somit eine Zugwirkung derselben aus" — so muss ich hervorheben, dass die minimale zur Sonderung der beiden Zellhälften nöthige, durch die blosse Dehnung bewirkte Zugwirkung doch wohl stattfinden kann, zumal wenn wir das Verhältniss der Strahlung zur chromatischen Figur mit in Betracht ziehen.

Ich halte mit einem Wort die eigentliche Theilung des Zellleibes für einen Differenzirungsact innerhalb der äquatorialen Zellplatte, die Sonderung und Abrundung der beiden Theilhälften dagegen ist ein zweiter Process, welcher lediglich die Folge der Spannungsverhältnisse innerhalb des Mitoms der Tochterzellen ist.

hatte, die beiden Pole abzuspannen, als abgeschlossen zu betrachten. Die weiteren Veränderungen der Centralspindel sind, glaube ich, lediglich passiver und regressiver Natur.

Diese erfolgt allmählich. „Die allerhöchste, die maximale Zugwirkung hat im Aequator an der Zelloberfläche statt, also genau dort, wo später die Einschnürung erfolgt; im Aequator inseriren sich eben — nach Aussage des Spannungsgesetzes — die am stärksten gedehnten Fäden.“ (M. Heidenhain.)

In den meisten Fällen gehen beide Processe Hand in Hand, jedoch eilt stets die histologische Differenzirung der unter Contraction der gedehnten Strahlen erfolgenden Abrundung und dem dadurch erfolgenden Selbstständigwerden der Tochterzellen voraus.

Es ist vor allem durch die Arbeiten Boveri's gezeigt worden, dass in den Anaphasen der Mitose eine Entfernung der beiden Pole der karyokinetischen Spindel erfolgt, was eine Dehnung der Centralspindel und vor allem eine die späteren Phasen kennzeichnende Längsstreckung des ganzen Zellleibes in der Richtung der bereits eingestellten Spindel zur Folge hat. Es wird allgemein für die Entfernung der beiden Polkörperchen die Verkürzung der die van Beneden'schen cônes antipodes zusammensetzenden Fäden verantwortlich gemacht, für welche Gruppe in den Anaphasen eine bestimmte „physiologische Erregung“ angenommen wird.

Ich glaube, dass diese Annahme zwar die Entfernung der Pole, nicht aber die Längsstreckung des ganzen Zellleibes erklären kann; für letztere ist vor allem die gleichmässige Vertheilung der Strahlen zu beiden Seiten der Aequatorialebene maassgebend.

Ich glaube, dass für die Erklärung der Verkürzung der den cônes antipodes[1]) entsprechenden Strahlengruppe nicht eine

1) Ich möchte hier bezüglich der cônes antipodes dasjenige in Erinnerung rufen, was ich an einem anderen Orte darüber gesagt habe: „Die hohe physiologische Bedeutung dieser cônes antipodes während der Mitose, in deren Contraction die unmittelbare Ursache für manche während der Mitose auftretenden Bewegungen, namentlich für die Entferung der Spindelpole und somit für die Verlängerung der Spindelachse zu suchen ist, ist von vielen Autoren auf Grund von Untersuchungen auch an anderen Objekten vollauf gewürdigt und hervorgehoben worden. Nur ist eine scharfe Abgrenzung derselben gegen die übrige Polstrahlung nicht beobachtet worden. Auch für Ascaris megalocephala konnte Boveri die durch Contraction der cônes antipodes hervorgerufene Einsenkung der Zelloberfläche nicht bestätigen. Auch unsere Präparate weisen von einer solchen Einsenkung keine Spur auf, vielmehr ist in den Stadien, wo durch Contraction der Polkegel die Pole der Zelloberfläche bedeutend genähert

„besondere physiologische Erregung“ angenommen zu werden braucht. Das Contractionsbestreben besteht in allen Polstrahlen ganz gleichmässig, es wird an den cônes antipodes aber nur deswegen sich besonders äussern können, weil den cônes antipodes keine specifisch antagonistische Strahlengruppe entspricht, wie den anderen Strahlentheilen. Ein gewisses Gegengewicht konnten ihnen bis zum Muttersternstadium, solange die chromatische Figur ungetheilt war, die Zugfaserukegel halten — die Centralspindel aber spannt die beiden Pole von einander ab und erleichtert es den cônes antipodes sogar, sich ad maximum zu contrahiren. Diese Tendenz bestand auch in den früheren Stadien, nur konnte sie, solange die Kreuzung der Strahlen bestand, solange die der Centralspindel benachbarten Polstrahlen auf die andere Zellhälfte herübergriffen und nach Art eines mechanischen Apparates von fixirenden Strängen die Polkörper selbst festhielten, nicht zur Geltung kommen. Dies ist erst in den Anaphasen, wenn die Strahlen sich auf die ihnen zugehörige Tochterhälfte der Zelle zurückgezogen haben und die Metakinese der Chromosomen erfolgt ist, möglich.

Durch Entfernung der Polkörper werden nun aber die der Aequatorialebene zunächst gelegenen Strahlen verhältnissmässig stark gedehnt. Zwischen den am meisten gedehnten (aequatorialen) und den am meisten contrahirten (in der Verlängerung der Spindelachse gelegenen) Strahlen vermitteln den Uebergang Strahlen, welche weder verkürzt noch verlängert sind. „Durch die am stärksten gedehnten Strahlen muss der verhältnissmässig stärkste Zug an der Oberfläche ausgeübt werden. Daher muss, wie ohne weiteres ersichtlich ist, der Zellkörper in einer Richtung senkrecht zur Spindelachse zusammengedrückt, beziehungsweise in einer Richtung parallel zur Spindelachse verlängert werden.“ (M. Heidenhain.)

---

worden sind, der Uebergang zwischen den kürzeren in der Richtung der Zellachse contrahirten und den längeren seitwärts gehenden Polradien ein ganz allmählicher (vergl. die Figuren). Ja, dieser plötzliche Unterschied im Contractionszustande der ursprünglich gleich langen organischen Radien der Zelle scheint uns sogar wenig wahrscheinlich.“ Auch sei hier auf die mit meiner Auffassung sich deckenden Bemerkungen Heidenhain's in der Anmerkung 1 auf Seite 698 verwiesen.

Da ich nun oben hervorgehoben habe, dass die Zeit, innerhalb deren die definitive Umlagerung der Polstrahlung stattfindet, sehr schwankend ist, so ist es selbstverständlich, dass die Entfernung der beiden Pole auch einmal früher, ein andermal später erfolgen kann. Ein Blick auf die Fig. 8—14 illustrirt diese Thatsache.

Dieser Wechsel in dem zeitlichen Eintritt der Entfernung der Pole hat aber eine andere Erscheinung im Gefolge, die für das Verständniss der Mechanik der Mitose von Bedeutung ist und eine gewisse Rolle in der bisherigen cytologischen Literatur gespielt hat. Van Beneden hat nämlich die während der Metakinese stattfindende Bewegung der Tochterchromosomen gegen die beiden Polkörper zu durch Contraction der beiden sog. cônes principaux erklärt (Zugfasern, wie sie heute meist genannt werden). Diese Deutung ist von einer ganzen Anzahl von Autoren angenommen worden und die Thatsachen selbst, auf denen sich van Beneden stützte, sind auf Grund von Befunden an anderen Objekten bestätigt worden. Boveri hat indessen auf Grund der gleichen karyokinetischen Bilder im befruchteten Ascarisei die Metakinese auf andere Weise erklärt, indem er der Contraction der die Polkörper mit den Chromosomen verbindenden Fäden keine Bedeutung zuschreibt: „Die Behauptung nun, dass die Trennung der Tochterplatten durch die Contraction der Spindelfasern bedingt sei, ist nur zum kleinsten Theile richtig. Denn es handelt sich bei dem Vorgang des Auseinanderweichens im Wesentlichen nicht um eine Bewegung der Tochterelemente gegen die Pole, sondern um eine Bewegung der Pole selbst, die die mit ihnen verbundenen Chromatinfäden einfach nachziehen.“ Er sucht also „den wesentlichen Factor bei der Trennung und Entfernung der Tochterplatten in der Verkürzung der Polkegel, während die Spindelfasern, von denen die axialen den höchstmöglichen Grad von Verkürzung nahezu erreicht haben, fast nur als Verbindungsglieder eine Rolle spielen“.

Ich habe bereits an einem anderen Orte hervorgehoben, dass ich auf Grund meiner Präparate befruchteter Eier und Furchungszellen von Ascaris megalocephala beiden Factoren eine Betheiligung an der Metakinese der Chromosomen zuschreiben muss, wenn auch nicht immer beide zugleich thätig zu sein

brauchen, sondern ein mal der eine, das andere mal der andere in Action treten kann. Und zwar hängt dies meiner Ansicht nach lediglich von der früher oder später beendeten Umlagerung der Polstrahlung und der dadurch den beiden Polen gegebenen Möglichkeit, sich von einander zu entfernen. Ist nämlich die Umlagerung bereits im Muttersternstadium beendet, so kann durch die blosse Entfernung der Polkörper selbst die Metakinese der Chromosomen eintreten, während die Entfernung zwischen den Chromosomen und den Polkörpern dieselbe bleibt; und dann spielen die sog. Zugfasern in der That eine Zeit lang nur die Rolle von einfachen Bindegliedern.

Meist verhält sich die Sache aber anders: meist ist gegen Ende des Muttersternstadiums die Umlagerung der im Aequator sich kreuzenden Strahlen noch nicht beendet, die Polstrahlen haben sich noch nicht alle auf die ihnen zugehörige Tochterhälfte des Zellleibes zurückgezogen, somit ist auch die Entfernung der beiden Polkörper behindert, sie wird erst bedeutend später eintreten. Man kann aber, trotzdem, dass der Abstand der Polkörper um nichts grösser ist, als im Muttersternstadium, die Chromosomen in Metakinese übergehen sehen, und dann lässt es sich durch Messung leicht feststellen, dass der Abstand zwischen den Chromosomen und den Polkörpern viel geringer geworden ist, dass somit der ganze Zugfasernkegel sich verkürzt hat.

Die Behauptung, dass die Metakinese der Chromosomen durch Contraction der Zugfasernkegel bewirkt wird, besteht also meinen Präparaten zufolge auch für Ascaris megalocephala, wenigstens der Regel nach, zu Recht[1]). Für andere Zellarten

1) Ich stimme in meiner Auffassung völlig mit Reinke und Heidenhain überein: „Dabei bemerke ich Boveri gegenüber, dass in meinen Präparaten sich diese Zugfasern hierbei sicher verkürzen, wie direkte Messungen beweisen, und es daher sicher nicht die Polstrahlungen allein sein können, die die Trennung der Fäden bewirken, obgleich ich zugebe, dass diese auch dabei eine Rolle spielen können." (Reinke.) — Heidenhain: „Während des Auseinanderweichens der Theilungspole in der Anaphase erleiden die Fasern des Spindelmantels eine mehr weniger hochgradige Verkürzung. Die an die Schleifenwinkel fixirten Fasern ziehen sich ganz enorm zusammen." „Es ist aber klar, dass die mehr gegen die Schleifenenden hin sich fixirenden Fibrillen sich nicht in gleichem Maasse verkürzen können, wie die mehr central gelegenen Spindelmantelfasern, sondern, je weiter nach der Peripherie hin sie gelegen sind, desto weniger werden sie an der

ist sie vollends über allen Zweifel erhaben. Um nur einige von den Tausenden von Beispielen, die sich aus den Beschreibungen sowohl als auch namentlich aus den Figuren anderer Autoren schöpfen liessen, zu nennen, genügt es, einen Blick auf die schönen Figuren Sobotta's vom befruchteten Ei der Maus oder auf die Figuren von Meves, männliche Geschlechtszellen von Salamandra maculosa betreffend, zu werfen, um sich von der Thatsache der Verkürzung der Zugfaserkegel zu überzeugen.

Drüner nimmt an, dass auch beim Uebergang vom Monaster- zum Dyasterstadium das Auseinanderweichen der beiden Centren nicht durch den Zug der Polfasern, sondern durch den Druck der Fasern der Centralspindel bewirkt werde. Meves macht auch auf das colossale Wachsthum der Centralspindel noch nach der Metakinese aufmerksam. „Schliesslich ist das gesammte Fadenwerk der Zellsubstanz zum Aufbau der Spindel herangezogen. In Folge dieses starken Wachsthums der Spindelfasern, welche als Stützen (Drüner) wirken, entfernen sich die Pole mehr und mehr von einander." Die ganze Zelle streckt sich in die Länge. „Vom Stadium der Tonnenform an ist die Pohlstrahlung, wenn überhaupt noch vorhanden, jedenfalls so unbedeutend, dass sie für die weitere Entfernung der beiden Pole nicht mehr in Betracht kommt, diese wird vielmehr allein durch das Wachsthum der Centralspindelfasern bewirkt."

An unserem Objekte lässt sich diese Propulsionskraft der Centralspindel in den Anaphasen nicht beweisen, da sie in diesen Phasen ein bedeutenderes Wachsthum nicht aufweist, ihre bisweilen etwas schlankere Gestalt sich aber einfach als passive Längsausziehung deuten lässt, so dass ihr mehr die Bedeutung eines die beiden Pole gegen den Zug der Polstrahlen festheftenden Apparats zukäme. Sicherlich erinnert sie auch nicht im Entfernten an die in der That colossale Centralspindel der von Meves untersuchten Spermatocyten des Salamanders. Die von

Verkürzung Theil nehmen. Zu gleicher Zeit verkürzt sich auch die Polfädengruppe recht stark (cônes antipodes). Die zwischen der gedachten Polfadengruppe und den äussersten Spindelmantelfasern gelegenen Radiärstrahlen verkürzen (bezw. verlängern) sich ferner mehr oder weniger stark, je nach der ihnen zukommenden Lage. Ja man kann sich sehr leicht an einer Hilfszeichnung klar machen, dass ein gewisser Anteil jener letztgedachten Fasergruppe sich im Wesentlichen weder verkürzt, noch auch verlängert."

Drüner und Meves untersuchten Zellen scheinen hinsichtlich der Centralspindel ganz besondere Verhältnisse aufzuweisen, deswegen konnten von diesen Autoren manche Thatsachen bezüglich ihrer Function eruirt werden, die bei anderen Zellarten mehr verdeckt zur Geltung kommen. Ich ersehe nur aus dem verschiedenen morphologischen Bilde, welches diese Stadien darbieten, dass hier beim Mechanismus der Mitose bei verschiedenen Zellen verschiedene Momente thätig sein können, von denen ein Mal die einen, ein andermal die anderen zur Geltung kommen, ähnlich wie etwa die Betheiligung der Polstrahlen und der Zugfasern an der Metakinese der Chromosomen. Die Betheiligung der Polstrahlung in den Metaphasen scheint bei Meves' Objekt sehr in den Hintergrund gedrängt zu sein. „Eine Contraction von Polfasern für diese in den Anaphasen auftretende Längsstreckung verantwortlich zu machen, wie es Heidenhain für die Leukocyten will, ist bei diesem Objekt nicht angängig, weil derartige Fasern in diesen Stadien überhaupt nicht existiren", sagt er.

Die Untersuchungen von Meves sind aber in einer anderen Beziehung von grosser Bedeutung für die Auffassung der karyokinetischen Figuren, nämlich wegen der von ihm festgestellten Wechselbeziehungen zwischen der Polstrahlung und den Centralspindelfasern.

Meves stellt nämlich fest, dass die anfängliche mächtige Polstrahlung der Prophasen im Stadium der Tonnenform bis auf wenige Fäserchen verschwunden ist, während unterdessen ein continuirliches Wachsthum der Spindelfasern stattfand. Zu diesem Wachsthum der Centralspindel werden jedenfalls nach Meves Theile des Mitoms verbraucht. Nach den Anaphasen giebt Meves für die Telophasen wiederum an, dass die Polstrahlung mächtig wächst. Er hält diese Polstrahlen zweifellos für Neubildungen. „Dieses Wachsthum der Polstrahlung geht offenbar (in diesem wie auch in den folgenden Stadien) auf Kosten der Spindelfasern vor sich, deren Masse sich mehr und mehr reducirt."

Ich glaube, dass wenn dem so ist, diese Wechselbeziehungen zwischen der Polstrahlung und den Centralspindelfasern lediglich durch Vermittelung der Centrosomen erfolgen kann,

welche hierbei als Stoffwechselherde functioniren würden [1]), welche das Material für das Wachsthum, die Assimilation und Differenzirung der Centralspindel hinbefördern.

Ich glaube, dass diese Beziehungen der Centralspindel zur Polstrahlung sich mit den obigen Erörterungen über die Polstrahlung sowie mit dem Spannungsgesetz principiell sehr wohl vereinigen lassen, und ich glaube, dass diese Verhältnisse, weiter studirt, uns auch über die morphologische Bedeutung der Centralspindel Aufschluss verschaffen werden, was in Anbetracht des Umstandes, dass sie der einzige aus Fibrillen zusammengesetzte Theil der Zelle ist, welcher auf keinen Theil des Strahlensystems der Mutterzelle zurückgeführt werden kann, bisher mit besonderen Schwierigkeiten verbunden war. Die Versuchung, bestimmte Theile des Strahlensystems für die Entstehung der Centralspindel verantwortlich zu machen, liegt sehr nahe; doch würde ich derartige Versuche, so lange die Phylogenese der Centralspindel nicht genauer festgestellt ist, für verfrüht halten.

Die Annahme der Wechselbeziehungen zwischen Polstrahlung und Centralspindel lenkt aber noch ausserdem unsere Aufmerksamkeit von Neuem darauf, dass während der Mitose wichtige Stoffwechselvorgänge zur Geltung kommen. Flemming hat bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die Aenderung der Zelle während der Mitose nicht nur die Anordnung der Fäden, also structurelle Verhältnisse betrifft [2]), dass nicht einfach eine

1) Vielleicht dürfte hier ein ähnlicher Process stattfinden, dessen Möglichkeit Flemming discutirt, falls die von ihm vertretene Ansicht der Betheiligung des Linin am Aufbau der Zugfasern nicht angenommen werden sollte: „also wenn eine Betheiligung von Substanz aus dem Kern ausgeschlossen sein soll, müsste man annehmen, dass auf dem Wege der Polstrahlung Substanz aus dem Zellkörper gegen den Centralkörper (bezw. Polkörper) attrahirt und dann von diesem aus in Gestalt von Spindelstrahlen gegen und in die Kernfigur geschickt würde. Und während in dieser Art eine centripetale Strömung gegen je einen Polkörper in den Radien und eine centrifugale von ihm aus in den Spindelfasern erfolgte“. . .

2) Einige diesbezügliche Thatsachen jedoch, so namentlich der hellere Raum um den Kern und überhaupt um die ganze Spindel herum, dagegen ein dichteres und dunkleres Aussehen des peripherischen Theils der Zelle bei Anwendung von Farbstoffen und Reagentien müssen, glaube ich, gleichwohl auf die Verhältnisse in der Polstrahlung zurückgeführt werden.

Zusammendrängung des Zellkörpers stattfindet — sondern „dass während der Mitose eine innere Veränderung in ihrem Leibe eintreten muss.“ Er macht auf die Dunkelung der Zelle in Mitose aufmerksam: „als besitze sie durch und durch eine besondere physikalische oder chemische Beschaffenheit.“

Ich habe in den obigen Bemerkungen mich der Hypothese von Drüner und Meves, wonach das Auseinanderweichen der Polkörper durch Expansion und Wachsthum der Centralspindelfasern bewirkt wird, willig angeschlossen, weil dadurch, glaube ich, die Gesammtauffassung der Mechanik der Mitose sich viel einheitlicher gestaltet. Eine Expansionsfähigkeit „der aufeinander und auf die Zellmembran treffenden Radien“ (Propulsionskraft der Radien) und demnach eine durch diese „Druckfasern“ bewirkte stemmende Wirkung auch für die Polstrahlung anzunehmen, wie Drüner und Meves es thun, halte ich für verfehlt. Zunächst ist eine solche Annahme zur Erklärung der Vorgänge an sämmtlichen mir bekannten Zellen völlig entbehrlich. Sodann würde dieser Vorgang keine mechanische Grundlage für eine regelmässige Bewegung bilden.

Die Annahme Drüner's vollends, dass die um die beiden Pole sich bildenden Strahlensysteme auf einander gegenseitig einen Druck ausüben sollen, erscheint mir völlig unannehmbar. Er sagt: „Mit Beginn der Karyokinese bildet sich um jedes einzelne Centrosoma ein neues Strahlensystem. Diese neugebildeten Strahlen sind morphologisch und physiologisch ursprünglich alle von ganz gleicher Beschaffenheit.“ „Sobald die beiden in Bildung begriffenen nach allen Seiten hin gleichmässig entwickelten Strahlensysteme die halbe Länge des Abstandes der beiden Centrosomen von einander erreicht haben, müssen sie natürlich gegenseitig auf einander einen Druck ausüben, und wenn sie sich noch weiter nach allen Richtungen hin gleichmässig vergrössern, muss es zum Auseinanderweichen der beiden Centrosomen kommen. Bisweilen kommt es aber auch schon früher dazu, wenn nämlich zwischen den beiden jungen Strahlensystemen unnachgiebige Protoplasmamassen liegen, welche seitlich nicht ausweichen können.“ — Bietet es zunächst für unser Verständnis bedeutende Schwierigkeiten dar, uns vorzustellen, wie bei dem Wachstum der Strahlen gegenseitig Strahl auf Strahl treffen soll, so glaube ich ausserdem, dass dieselben, sich gegen einander stemmend, an einander ab-

gleiten würden und in den Zellsaft zu liegen kämen, der ihnen sicherlich keinen Widerstand leisten könnte und sie der Möglichkeit berauben würde, ihre Druck- und Stemmwirkung kundzugeben. Ob allerdings die Mitomfäden nicht unter ganz besonderen Bedingungen eine gewisse Druck- und Stemmwirkung vermöge ihres Wachstums und ihres Expansionsvermögens auszuüben im Stande sind, darüber möchte ich vorläufig nicht ein definitives Urteil abgeben. Solche ganz specifischen Verhältnisse lägen z. B. für die sich entwickelnden Zugfasern vor. Platner bereits hat für Arion empiricorum darauf aufmerksam gemacht, dass während der Entfernung der Centren „zwischen der Kernmembran und dem Centrosoma sich eine kegelförmig gestaltete Masse von Substanz ansammelt, welche die Kernmembran nach innen drückt und einstülpt, die Distanz zwischen ihr und dem Centrosoma vergrössernd“.

Es ist sodann vielfach bestätigt worden, dass in Fällen, wo die achromatische Figur früh entwickelt ist, die Kernmembran um den Knäuel aber noch persistirt, öfters eine Einbuchtung der Kernmembran, welche gewissermaassen von den auf dieselbe zustrebenden Strahlen eingestülpt wird, zu sehen ist[1]). Vielleicht ist es derselben Wirkung der Strahlen zuzuschreiben, wenn in einigen Zellen nach Schwund der Kernmembran die Chromosomen zu einem Ballen nach der Gegenpolseite verdrängt werden, wie es Hermann, Meves, Drüner beschreiben und abbilden.

## V.

In den vorhergehenden Bemerkungen musste ich, um die Verschiebungen der Strahlen und ihre allmähliche Umlagerung zu erklären, annehmen, dass dieselben stets einerseits mit dem Centrosoma, andererseits mit der Grenzschicht des Protoplasma in Zusammenhang bleiben, dass ihre peripheren Enden aber in

1) Ich habe diese Einstülpung der Kernmembran sehr schön bei befruchteten Eiern von Seeigeln, ebenso bei Physa fontinalis gesehen. „Die Strahlen, welche gegen den Kern gerichtet sind, drücken die Kernmembran mächtig ein, so dass an der Stelle eine tiefe unregelmässige Bucht entsteht, welche die Zeichnungen nur zum Theil wiedergeben können.“ — Prenant beschreibt für die Furchungszellen der Forelle: „Bientôt la membrane du noyau se plisse aux deux poles du noyau: elle paraît être repoussée vers l’intérieur par les rayons des astres développés autour des sphères attractives.“

der protoplasmatischen Grenzschicht ausgiebige Verschiebungen erfahren können. Nur durch diese Annahme konnte einerseits der waghalsigen Hypothese vorgebeugt werden, dass die mit der Zelloberfläche verbundenen Strahlen diese Verbindung während der Mitose verlieren und mitten durch den Zellleib sich gegen den ihnen zugehörigen Centralkörper zurückziehen, und andererseits konnte nur dadurch den thatsächlichen Befunden Rechnung getragen werden.

Ich glaube, dass dies einen organischen Zusammenhang des Mitoms mit der protoplasmatischen Genzschicht involvirt, wie er auch aus anderen Gründen angenommen werden musste. Die Art nnd Weise dieses Zusammenhanges muss aber sicherlich in anderer Weise gedacht werden, als es von einigen Autoren gethan wird. Namentlich würde ich eine Festheftung der Mitomfäden an der Zellenoberfläche vermittelst „kleiner Knötchen“, wie sie Bühler für die Mitomfäden der Ganglienzelle beschreibt, lediglich als einen secundären Erwerb für hochdifferenzirte Zellen, deren Mitomfäden keine Bewegungen mehr ausführen können, ansehen.

Ich glaube, dass wir uns die Grenzschicht des Protoplasmas aus derselben, jedenfalls aber einer ähnlichen Substanz gebildet denken müssen, wie die Mitomfäden selbst. Ob aber die Mitomfäden direkt in die protoplasmatische Grenzschicht übergehen; so dass sie die Zellperipherie, die Zelloberfläche direkt erreichen, oder ob sie erst durch Vermittelung des Zellreticulums (treillis protoplasmique) indirekt mit der Zelloberfläche in Verbindung stehen, ist dabei ganz gleichgiltig. Es ist nämlich nicht nur denkbar, sondern direkt nachweisbar, dass beim Wachsthum der Strahlungen „das Faserwerk der Zelle, das noch keine bestimmte Anordnung hatte, zu ihnen gestreckt wird“. (Flemming.)

Bei der sich während der Ausstossung der Richtungskörper abspielenden Mitose ist vollends zur Erklärung der Vorgänge, die wir oben besprochen haben, nicht nur die Möglichkeit der Verschiebung der Strahlen an der protoplasmatischen Grenzschicht, sondern auch die Möglichkeit des Uebergehens von Substanztheilchen der Mitomfäden in dieselbe und die Möglichkeit ihrer anderweitigen Verwendung zuzugeben, bei welch letzterem Vorgang die protoplasmatische Grenzschicht, glaube ich, auch die vermittelnde Rolle spielt.

Krakau, am 1. Februar 1897.

---

Während des Druckes der Arbeit sind mir mehrere diesen Gegenstand betreffende Arbeiten zugegangen, die, früher erschienen, hier hätten näher berücksichtigt werden müssen: Eismond (Biolog. Centralblatt), v. Erlanger (Archiv für mikrosk. Anat.), Fick (Archiv für Anatomie und Physiologie), Heidenhain (Morphologische Arbeiten), Rhumbler (Archiv für Entwicklungsmechanik). Ich hoffe auf dieselben bei anderer Gelegenheit eingehen zu können.

---

## Literatur-Verzeichniss.

Bezüglich der **Literatur** vergleiche die in meinen beiden letzten Aufsätzen citirten Arbeiten:

K. Kostanecki und A. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. Nach Beobachtungen an Physa fontinalis. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 47.

K. Kostanecki und M. Siedlecki: Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 48.

Von später erschienenen oder daselbst nicht citirten Arbeiten vergl.:

Bolles Lee, La regression du fuseau caryocinétique, le corps problématique de Platner et le ligament intercellulaire de Zimmermann dans les spermatocytes de Helix. — La Cellule XI. 1895.

Erlanger, Ueber die Befruchtung und ersten Theilungen des Eies von Ascaris megalocephala nebst allgemeinen Bemerkungen über den Bau des Protoplasma, der Spindel und des Centrosomas. Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellschaft. 1896.

E. Godlewski jun., Wielokrotna karyokineza w gruczole obojnaczym slimaka Helix pomatia. Rozpr. wydz. matem.-przyrodn. Akad. Umiejetnosci w Krakowie 1897.

Deutsches Referat, Ueber mehrfache bipolare Mitose bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Anzeiger der poln. Akademie der Wissenschaften in Krakau, Februar 1897.

Griffin, The history of the achromatic structures in the maturation and fertilization of Thalassema. Transactions N. Y. Acad. Sci. June, 2, 1896.

Heidenhain, Ein neues Modell zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme. Verhandl. d. anatom. Gesellschaft. Berlin 1896.

Henneguy, Leçons sur la cellule. Paris 1896.

His, Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1897.

Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 48. 1896.

L. Rhumbler, Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kerntheilung. Erster Theil: Die Cytokinese. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. III. 1896.

Roux, Ueber die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig 1883. Gesammelte Abhandlungen. Bd. II.

O. Schultze, Ueber Zelltheilung. Sitzungsberichte der physikalisch-medicinischen Gesellsch. zu Würzburg 1890.

Zimmermann, Ueber den Kerntheilungsmodus bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München. 1891.

---

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX u. XXX.

Bezüglich der Herstellung der Präparate vergleiche Näheres in den beiden oben citirten Arbeiten.

Fig. 1—19. Ascaris megalocephala.

In Fig. 1, 3, 11, 13 ist der Hohlraum zwischen den beiden ersten Furchungszellen zu sehen.

Fig. 20—43. Physa fontinalis.

In Fig. 20—24. Befruchtete Eier mit Richtungsspindeln.

Fig. 25—29. Befruchtete Eier, Furchungsspindeln.

In Fig. 29 ist der zweite Richtungskörper durch einen Samenfaden befruchtet.

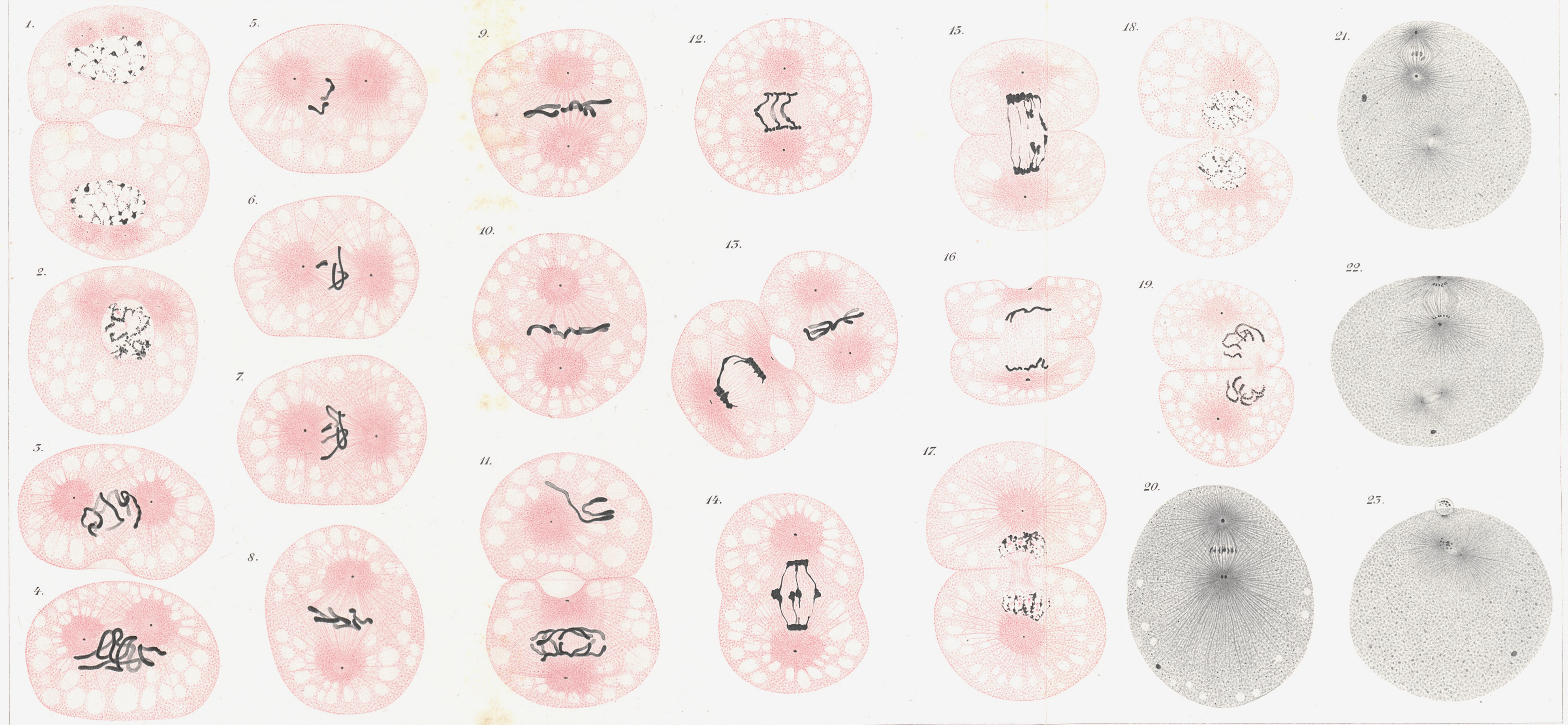
Fig. 30—43. Furchungszellen.

Fig. 42 stellt einen Theil des in Fig. 41 dargestellten Bildes in stärkerer Vergrösserung dar.

Fig. 43, eine Furchungszelle mit von oben sichtbarem Zwischemkörper (Zellnabel).

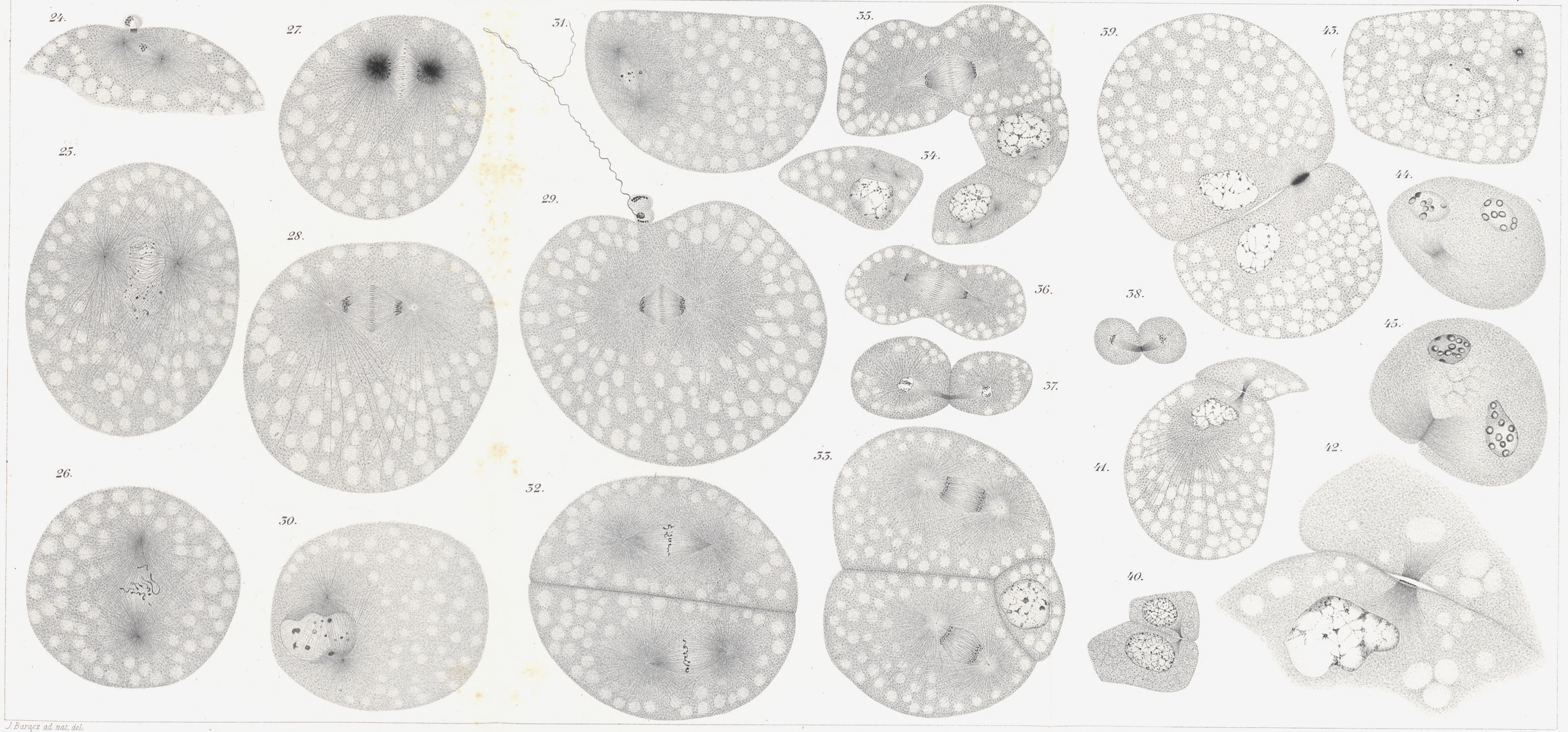
Fig. 44 und 45. Doppelte Spermatiden von Helix pomatia entstanden dadurch, dass sich der Zellleib der Spermatocyten II. Ordnung nach erfolgter Kerntheilung nicht getheilt hat. Nach E. Godlewski l. c.

---




J. Barącz ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.




J. Baraçz ad nat. del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.